

**Physiologische Anpassungen
der Amsel (*turdus merula*)
an den Winter**

Herbert Biebach

1974

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltens-
physiologie Seewiesen und Erling-Andechs

PHYSIOLOGISCHE ANPASSUNGEN DER AMSEL (TURDUS
MERULA) AN DEN WINTER

INAUGURAL - DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät
der Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Herbert Biebach
aus Memmingen



Tag der Einreichung: 18. 2. 1974

1. Berichterstatter: Prof. Jacobs

2. Berichterstatter: Prof. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 15.5.74

Inhaltsverzeichnis

1.	<u>Einleitung</u>	1
2.	<u>Material und Methode</u>	2
2.1.	<u>Herkunft der Vögel und Versuchsbedingungen</u>	2
2.1.1.	Jahresgang des Körpergewichtes	2
2.1.2.	Fettgehalt und Trockengewicht	2
2.1.3.	Wirkung des Hungers auf Sauerstoffverbrauch und Körpertemperatur	2
2.1.4.	Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von jahresperiodischen Faktoren	3
2.2.	<u>Meßmethoden</u>	3
2.2.1.	Fettextraktion	3
2.2.2.	Körpertemperatur	4
2.2.3.	Gaswechsel	4
3.	<u>Ergebnisse</u>	5
3.1.	<u>Auf- und Abbau von Fettdepots</u>	5
3.1.1.	Jahresgang des Körpergewichtes	5
3.1.2.	Fettanalyse und Topographie der Fettdepots	8
3.1.3.	Ursachen der Gewichtsänderung im Frühjahr und Herbst	14
3.2.	<u>Bedeutung der Fettdepots</u>	19
3.2.1.	Bedeutung für die Wärmeisolation	19
3.2.2.	Bedeutung als Energiereserve	26
3.3.	<u>Reduktion des Energieverbrauches</u>	31
3.3.1.	Jahresgang des Gewichtsverlustes in der Nacht	31
3.3.2.	Abhängigkeit des Energieverbrauches in der Nacht von jahresperiodischen Faktoren	32

4.	<u>Diskussion</u>	37
4.1.	Rolle der Umgebungstemperatur für Auf- und Abbau der Fettdepots	37
4.2.	Bedeutung der Fettdepots und energiesparen- de Mechanismen	38
4.3.	Hypothermie	44
5.	<u>Zusammenfassung</u>	47
6.	<u>Literatur</u>	48

1. Einleitung

Der Winter in nördlichen Breiten bringt für zahlreiche Tiere extrem schlechte Lebensbedingungen. Viele Vogelarten verlassen deshalb im Winter diese Gebiete. So ziehen alle in Deutschland und Nordeuropa vorkommenden Grasmückenarten der Gattung *Sylvia* (Mönchs-, Garten-, Dorn- und Klappergrasmücke) im Herbst nach Afrika, während bereits in Italien und Frankreich vorkommende Arten (Samtkopf- und Provencegrasmücke) im Winter im Brutgebiet bleiben. Der Fuchsammerfink (*Passerella iliaca*), der an der Westküste Amerikas vom 48. bis zum 62. Breitengrad vorkommt, läßt sich in verschiedene Rassen aufteilen, von denen die nördlichen ziehen und die südlichste Rasse das ganze Jahr hindurch im Brutgebiet vorkommt. Die in Deutschland heimische Amselpopulation zieht im Herbst zum Teil nach Südfrankreich und Spanien; der andere Teil der Population bleibt im Winter im Brutgebiet. Deutschland stellt für die Amsel also ein Gebiet dar, in dem die winterlichen Bedingungen zum Teil bereits zum Wegziehen zwingen, zum Teil aber auch noch genügend Möglichkeiten zum Überleben bieten. Es ist zu erwarten, daß die seßhaften Amseln Anpassungsmechanismen an die winterlichen Bedingungen besitzen und damit eine größere Überlebenschance haben. Einige dieser Anpassungen und ihre Steuerung werden im folgenden untersucht.

Die Freilanduntersuchungen dieser Arbeit wurden durch die gute Zusammenarbeit mit den Herren Dr. P. Berthold, R. Schlenker und Dr. G. Zink von der Vogelwarte Radolfzell und den zahlreichen, ehrenamtlich arbeitenden Beringern möglich. Herr Prof. Dr. J. Aschoff hat durch großzügige, materielle Hilfe und wertvolle Hinweise den Fortgang der Arbeit gefördert. Ihm, den Herren Dr. E. Gwinner, Dr. H. Klein und Dr. G. Heldmaier danke ich für anregende Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

2. Material und Methode

2.1. Herkunft der Vögel und Versuchsbedingungen

- 2.1.1. Um den Jahresgang des Körpergewichtes zu bestimmen, wurden in den Jahren 1969 bis 1972 von den Beringern der Vogelwarte Radolfzell rund 6000 Amseln im süddeutschen Raum mit Japannetzen, Siebfallen oder Reusen gefangen. Unmittelbar nach dem Fang wurden das Geschlecht und Gewicht der Vögel sowie Uhrzeit und Datum notiert. Nachdem die Amseln mit einem Aluminiumring der Vogelwarte Radolfzell und einem Farbring individuell gekennzeichnet worden waren, wurden sie wieder freigelassen.
- 2.1.2. Fettgehalt und Trockengewicht des Körpers wurden an 40 Amseln bestimmt, die in den Monaten November bis Februar bei Radolfzell ($47^{\circ}46'N$, $9^{\circ}00'E$) gefangen wurden. Die dort lebende Population ist im Winter standorttreu (vgl. 3.1.1.). Sämtliche Amseln wurden zwischen 5° und 6° gefangen, getötet und sofort bei $-18^{\circ}C$ eingefroren.
- 2.1.3. Wirkungen des Hungers auf Sauerstoffverbrauch und Körpertemperatur wurden an 6 Amseln mit einem mittleren Körpergewicht von 96,8 g untersucht. Die Vögel wurden im Januar vormittags in Seewiesen ($49^{\circ}00'N$, $11^{\circ}19'E$) mit Japannetzen gefangen. Jedem Vogel wurde am Nachmittag ein Thermoelement in die Bauchhöhle implantiert; unmittelbar danach kam das Tier in die Versuchsbedingungen (Dauerdunkel, $-10 \pm 0,5^{\circ}C$ Umgebungstemperatur). Von da ab wurden kontinuierlich Sauerstoffverbrauch, Kohlendioxidproduktion, Körpertemperatur und Hüpfaktivität gemessen. Die Hüpfaktivität wurde durch eine Wippe im Käfig gemessen und auf einem Zeitmarkenschreiber registriert. Die Stoffwechselkäfige standen in einem Klimaschrank, der die Tiere optisch und akustisch isolierte. Das kontinuierliche Geräusch des Ventilators und Sichtblenden zwischen den Käfigen verhinderten eine gegenseitige Beeinflussung der gleichzeitig gemessenen

Tiere. In den Versuchsbedingungen wurden die Amseln für 60 - 90 Stunden ohne Futter und Wasser gehalten. Das Körpergewicht wurde vor und nach Versuchsbeginn auf $\pm 0,1$ g genau gemessen.

2.1.4. Die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von jahresperiodischen Faktoren wurde an 8 männlichen und 8 weiblichen Amseln bestimmt. Die Tiere wurden im Alter von etwa 8 Tagen aus dem Nest genommen (auf $49^{\circ}00'N$, $11^{\circ}19'E$) und von Hand aufgezogen. Anfang August kamen die Tiere in Einzelkäfige (70 x 60 x 30 cm), die auf zwei Räume (mit je 4 männlichen und je 4 weiblichen Tieren) verteilt waren. In beiden Räumen war die Beleuchtung (4 Leuchtstoffröhren) in ihrem Zeitverlauf den natürlichen Bedingungen angepasst, mit rund 300 Lux am Tage und 0,05 Lux in der Nacht; die zwischengeschaltete künstliche Dämmerung (logarithmischer Verlauf, 25 Minuten Dauer) begann morgens 35 Minuten vor Sonnenaufgang und abends 10 Minuten nach Sonnenuntergang (in MEZ für 50° nördl. Breite). Die Umgebungstemperatur betrug in Raum I $+22^{\circ}C$, in Raum II $+12^{\circ}C$.

Bereits am Nachmittag vor der Versuchsnacht wurden die Amseln in die Stoffwechselküvetten gesetzt, um die Tiere unter Standardbedingungen (siehe Aschoff und Pohl, 1970) zu messen.

Da sich für die hier zu behandelnden Fragen keine Unterschiede zwischen den an beiden Vogelgruppen erhobenen Befunden ergaben, wurden die Meßwerte aller 16 Tiere zusammengefaßt.

2.2. Meßmethoden

2.2.1. Die Fettextraktion wurde nach der Methode von Bloor (1928) durchgeführt. Die Amseln wurden mit einem Mixer homogenisiert und mit 20 Teilen einer Mischung von Äthanol und Diäthyläther (3 + 1) bei Zimmertemperatur über Nacht stehengelassen. Der Lipidextrakt wurde von ausgeschiedenem Eiweiß und anderen nicht löslichen Stoffen abfiltriert und bei $+45^{\circ}C$ im Vakuum eingedampft. Nach Bloor erhält

man auf diese Weise mit Ausnahme der Gehirn-Lipide die unpolaren Lipide vollständig. Der Filtrerrückstand wurde 24 Std. lang bei $+50^{\circ}\text{C}$ getrocknet. Aus Frischgewicht minus Filtrerrückstand und Fett ergibt sich der Wassergehalt der Amsel.

- 2.2.2. Die Körpertemperaturen wurden mit Kupfer-Konstantan-Thermoelementen gemessen und auf einem Joens-6-Punktschreiber registriert. Der Meßfehler war kleiner als $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Das isolierte Thermoelement wurde zwischen letztem und vorletztem Rippenbogen etwa 8 mm in die Bauchhöhle implantiert und an einem Rippenbogen fixiert.
- 2.2.3. Der Gaswechsel (O_2 -Verbrauch und CO_2 -Abgabe) wurde im offenen System gemessen. Aus den Stoffwechselküvetten (18 x 35 x 22 cm) wurde kontinuierlich Luft durch einen CO_2 -Gasanalysator (Uras M, Hartmann und Braun) und einen paramagnetischen Sauerstoffanalysator (Magnos 2, Hartmann und Braun) gepumpt. Das Meßgas wurde mit Calciumchlorid und Kieselgel getrocknet. Bei einem Meßbereich von 1 Vol.-% für Kohlendioxid und Sauerstoff war die Meßgenauigkeit besser als $\pm 0,01$ Vol.-%. Die gemessenen Sauerstoff- und Kohlendioxid-Werte wurden auf Normalbedingungen (0°C , 760 Torr) umgerechnet. Für die Sauerstoffwerte wurde eine Korrektur eingeführt, da der Kohlendioxid-Gehalt des Meßgases die Sauerstoffmessung beeinflusst (Hartmann und Braun, Order D08, 0004/0002).
- Korr.Vol.-% = Vol.-% O_2 - (Vol.-% CO_2 x 0,167)

3. Ergebnisse

3.1. Aufbau und Abbau von Fettdepots

3.1.1. Jahresgang des Körpergewichtes

In Abb. 1 sind die Gewichte aller im süddeutschen Raum gefangenen, ausgewachsenen Amseln als Funktion der Jahreszeit aufgetragen. Von einem Oktober-Mittel von rund 93 g steigt das Gewicht im November auf rund 103 g und hält sich auf dieser Höhe bis Ende Januar. Anfang Februar sinkt das mittlere Körpergewicht ab und erreicht Ende März ein neues Niveau von rund 88 g.

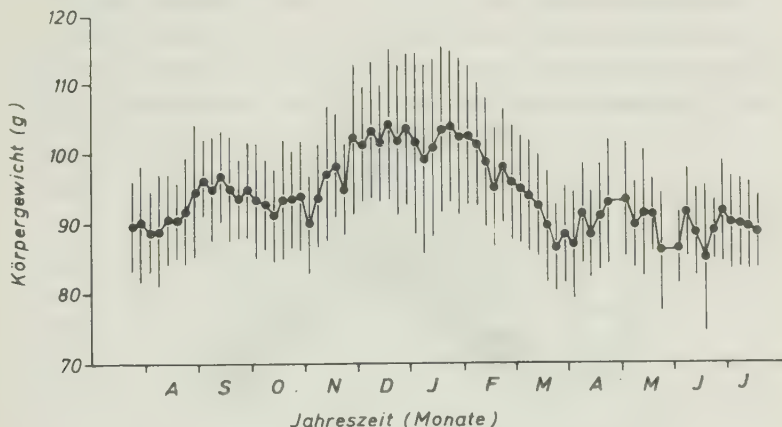


Abb. 1: Jahresgang des Körpergewichtes überwinternder Amseln in Süddeutschland. Die Punkte kennzeichnen den Mittelwert des Körpergewichtes aller innerhalb einer Pentade gefangener Amseln ($N = 5424$). Senkrechte Striche = Standardabweichung. Auf das Einzeichnen des mittleren Fehlers des Mittelwertes wurde verzichtet, da er in den meisten Fällen nicht über die Größe des eingezeichneten Punktes hinausragt.

Der Darstellung des Gewichtsganges während der Monate Oktober bis März in Abb. 2 liegen dieselben, bereits für Abb. 1 verwendeten Daten zugrunde, nunmehr getrennt für beide Geschlechter berechnet. In den Monaten Dezember und Januar liegen die Gewichte der Männchen um rund 4 g über denen der Weibchen; zum Frühjahr hin verschwindet dieser Unterschied.

Überlegungen über Ursachen und Bedeutung des erhöhten Körpergewichtes im Winter können nur dann sinnvoll an- gestellt werden, wenn sicher ist, daß der oben skizzier- te Gewichtsverlauf für die im süddeutschen Raum überwin- ternde Population Gültigkeit hat und nicht etwa dadurch zustande gekommen ist, daß im Winter leichtere Amseln weggezogen und schwerere Amseln in das Untersuchungsge- biet eingewandert sind. Zur Prüfung der Frage, ob sich die Zusammensetzung der untersuchten Population im Win- ter geändert hat, bietet sich die individuelle Kennzeich-

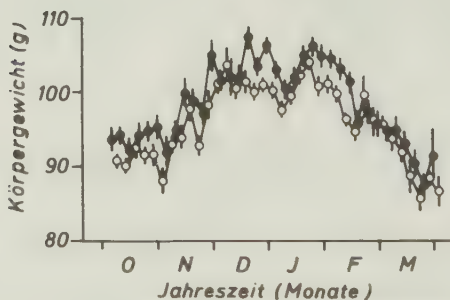


Abb. 2: Körpergewichtsunterschiede zwischen Männchen (Punkte) und Weibchen (Kreise) im Winterhalbjahr. Die Daten wurden zu Pentaden zusammengefaßt ($N = 3855$). Senkrechte Striche = mittlerer Fehler des Mittelwertes. Zur besseren Übersicht wurden die Mittelwerte des Körpergewichtes der Männchen um zwei Tage nach rechts verschoben.

nung von Amseln an. Wenn der Gewichtsgang solcher Tiere, für die durch Wiederfänge der Nachweis der Standorttreue erbracht ist, dem der ganzen Population gleicht (Abb. 1), so sind Änderungen der Zusammensetzung als Ursache des Gewichtsganges unwahrscheinlich. Die Abb. 3 enthält die Gewichte von Amseln, die in einem zeitlichen Abstand von mindestens zwei Wochen wiedergefangen worden sind. Auf diese Weise sind mit hoher Wahrscheinlichkeit nur die Gewichte echter Überwinterer erfaßt und die von kurzfristig anwesenden, umherstreifenden Amseln unberücksichtigt geblieben. Der Gewichtsgang dieser Mehrfachfänglinge entspricht dem der ganzen Population.

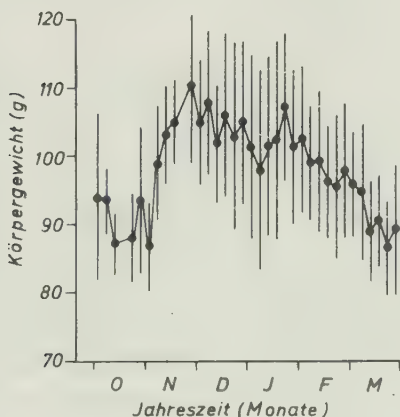


Abb. 3: Körpergewichtsverlauf sämtlicher Amseln, die im Winterhalbjahr in einem zeitlichen Abstand von mindestens zwei Wochen wiedergefangen wurden. Die Daten wurden zu Pentaden zusammengefaßt ($N = 1058$). Senkrechte Striche = Standardabweichung.

Als Beispiel für die konstante Zusammensetzung einer kleinen Amselpopulation im Winter können Erhebungen (Wiederfänge bzw. Sichtbeobachtungen) eines Beringers aus Radolfzell dienen. Er hat von Januar bis Anfang März 1970 am Ortsrand von Möggingen 101 Amseln gefangen und individuell gekennzeichnet. Von diesen sind bis Anfang März 28 Männchen und 20 Weibchen in unmittelbarer Nähe des Beringungsortes wiedergefangen bzw. wieder beobachtet worden. Diese hohe Wiederfundrate von knapp 50 % überrascht, weil Amseln, die ihren Standort nur um wenige hundert Meter verlegt gehabt hätten, nicht mehr erfaßt worden wären. In Abb. 4 repräsentiert jeder Punkt einen Wiederfang oder eine Sichtbeobachtung je einer von insgesamt 48 individuell gekennzeichneten Amseln. Bei 13 Amseln kann man von einem lückenlosen Überwinterungsnachweis sprechen.

In einem Vorort von Berlin hat Pfeiffer (1971) in der Zeit vom 10.10.1970 bis 20.3.1971 insgesamt 212 Amseln während ihrer abendlichen Schlafplatzflüge gefangen. Davon sind 23 Wiederfänge aus demselben Winter und 11 Wiederfänge von 111 Amseln, die Pfeiffer im Winter 1969/70 am selben Ort beringt hat. Die Wiederfundrate liegt hier wie in Radolfzell sehr hoch und stützt die Annahme, daß in Deutschland die in einem Gebiet überwinternde Population weitgehend konstant bleibt. Der Schluß scheint erlaubt, daß die an der Population gefundenen Änderungen des mittleren Körpergewichtes auf Änderungen der individuellen Gewichte beruhen.

3.1.2. Fettanalyse und Topographie der Fettdepots.

Der Nachweis eines Gewichtsanstieges im Winter (Abb. 1 und 2) führt zu der Frage, welche Körperbestandteile hieran beteiligt sind. Zur Beantwortung dieser Frage sind 40 Amseln auf ihren Gehalt an Fett, Trockensubstanz und Wasser analysiert worden. Der Gang des Frischgewichtes dieser Tiere (Abb. 5 a) entspricht weitgehend dem

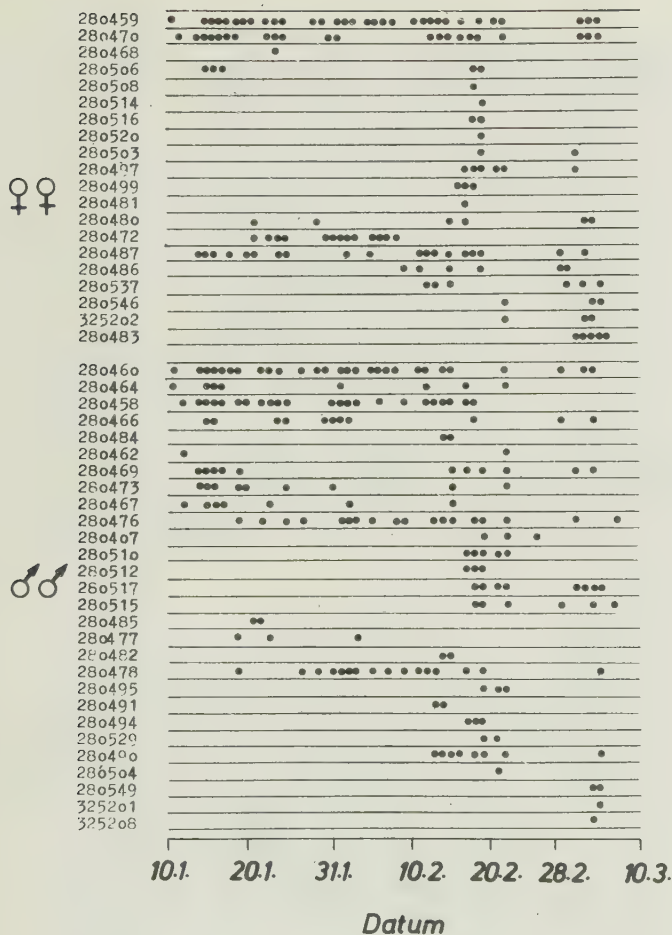


Abb. 4: Überwinterungsnachweise einzelner Amseln bei Radolfzell. Jeder Punkt, der hinter einer Beringungsnummer steht, bedeutet, daß dieses Individuum zu diesem Zeitpunkt entweder beobachtet oder gefangen wurde.

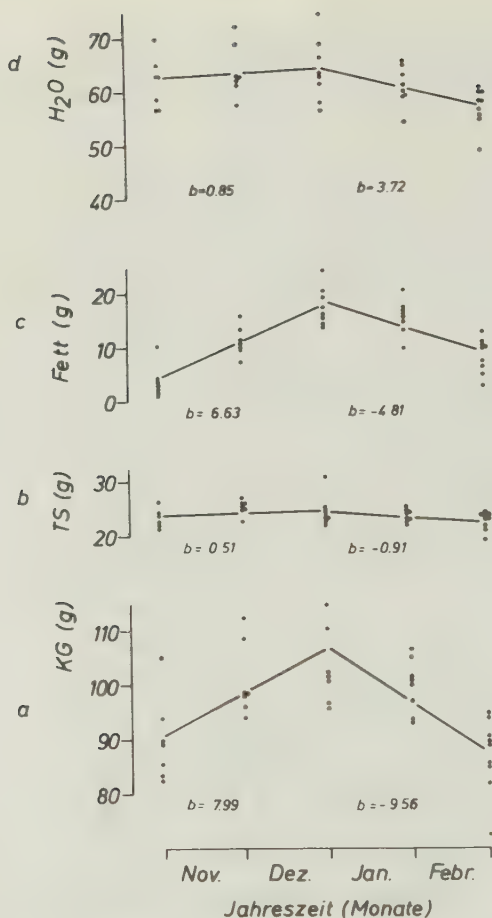


Abb. 5: Im unteren Diagramm ist das Frischgewicht (KG) eingetragen von 38 Amseln, die in Radolfzell von Anfang November bis Ende Februar zwischen 6⁰⁰ und 8⁰⁰ gefangen wurden. Die drei darüberliegenden Diagramme zeigen die fettfreie Trockensubstanz (TS), den Fettgehalt (Fett) und den Wassergehalt (H_2O) dieser Amseln. Die Geraden sind die berechneten Regressionen der Monate November bis Anfang Januar bzw. Anfang Januar bis Ende Februar. b = die Steigung der Regressionsgeraden.

des großen süddeutschen Kollektivs (Abb. 1). Die Menge der Trockensubstanz bleibt während der 5 Monate konstant (Abb. 5 b). Der Fettgehalt nimmt bei unverändertem Wassergehalt von Ende Oktober bis Ende Dezember um rund 12 g zu (Abb. 5 c und d). Die Zunahme des Körpergewichtes im Herbst beruht somit fast ausschließlich auf zusätzlich abgelagertem Fett. Von Anfang Februar bis März nimmt das Frischgewicht stärker ab als der Fettgehalt, da sich in dieser Zeit auch der Wassergehalt der Vögel verringert. Der Korrelationskoeffizient zwischen Frischgewicht und Fettgehalt ist mit + 0,77 relativ hoch (Abb. 6). Das Körpergewicht der Amseln im Winterhalbjahr kann als grobes Maß des Fettgehaltes verwendet werden. Der in Abb. 1 aufgetragene Gewichtsgang spiegelt den Gang des Fettgehaltes wider.

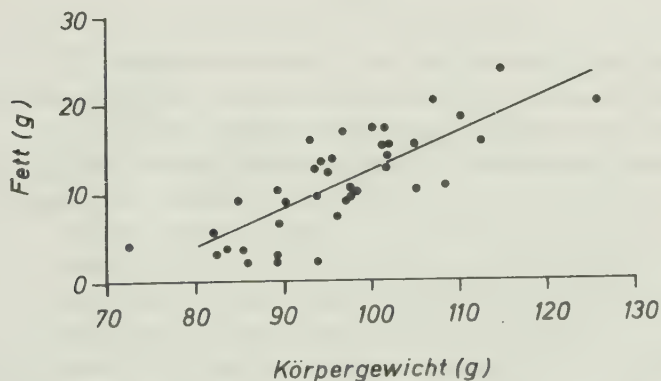


Abb. 6: Korrelation zwischen Körpergewicht und Fettgehalt. Jeder Punkt entspricht einer untersuchten Amsel. Der Korrelationskoeffizient ist 0,776.

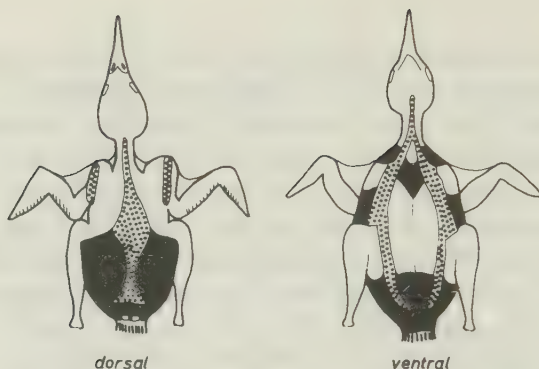


Abb. 7: Lage der subkutanen Fettdepots (schwarz) bei einem Amselweibchen mit einem Frischgewicht von 110,2 g vom 5.2.1973. Die Federfluren mit darunterliegender Fettschicht sind gepunktet eingezeichnet.

Fett wird nicht gleichmäßig verteilt im Vogelkörper abgelagert, sondern an bevorzugten Stellen gespeichert. In Abb. 7 sind die subkutanen Fettdepots (schwarz) und die Fettschichten unter den Federfluren (gepunktete Flächen) eingezeichnet. Die Darstellung beruht auf der Präparation von 6 Weibchen mit einem mittleren Fettgewicht von 18,3 g; 12,5 g Fett (also 68 % der gesamten Fettmenge) waren subkutan abgelagert worden, nur 3,12 g (17 %) zwischen den Darmschlingen und am Magen. Die subkutanen Fettdepots sind also wesentlich umfangreicher als die intraperitonealen. Große und kleine Amseln unterscheiden sich weder in der Verteilung noch in der absoluten Menge des abgelagerten Fettes. Als Maß für die Größe einer Amsel kann das Gewicht der Trockensubstanz oder auch die 'Flügelfläche' herangezogen werden. (Flügelfläche = Summe der Längen von Hand- und Armschwingen). Auf der Ordinate in Abb. 8 ist die Abweichung des Fettgehaltes jeden Tieres vom Stichprobenmittel aufgetragen.

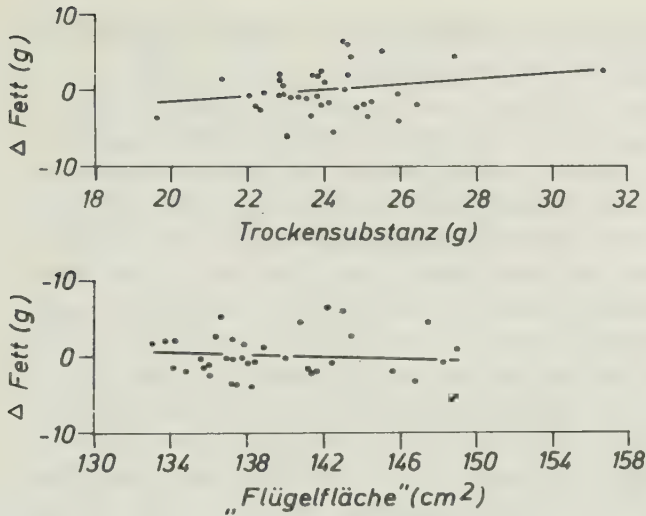


Abb. 8: Abhängigkeit des Fettgehaltes von der Größe der Amseln. Im unteren Diagramm wird als Maß für die Größe die "Flügelfläche" (Summe der Länge aller Hand- und Armschwingen) verwendet, im oberen Diagramm die fett- und wasserfreie Trockensubstanz. Auf der Ordinate ist die Abweichung des Fettgehaltes vom Stichprobenmittel aufgetragen.

Keine der beiden Regressionsgeraden weicht signifikant von Null ab. Das bedeutet, daß kleine und große Amseln gleiche Mengen von Fett ablagern bzw. daß kleine Amseln relativ zu ihrer Größe mehr Fett ablagern als große Amseln.

3.1.3. Ursachen der Gewichtsänderung in Frühjahr und Herbst.

Am Jahresgang des Körpergewichtes können endogene Prozesse beteiligt sein, die Ausdruck phylogenetischer Anpassung sind (Pengelley und Fisher, 1963; Gwinner, 1971;). Daneben spielen sicher unmittelbar wirksame Faktoren der Umwelt eine Rolle, unter denen die Lufttemperatur besondere Beachtung verdient. Deren Einfluß läßt sich durch einen Vergleich der Gewichtsdaten von Amseln aus der Umgebung von Mannheim mit den Temperaturen desselben Raumes prüfen. In Abb. 9 sind oben die Mittel der Umgebungstemperaturen von jeweils 5 Tagen für die Winter 1969/70, 1970/71 und 1971/72 aufgetragen, darunter die zugehörigen Mittel der Gewichtsdaten. Es ergibt sich das Bild einer negativen Korrelation, deren allgemeiner Verlauf in Abb. 10 durch eine punktierte Linie wiedergegeben ist. Eine einfache lineare Regression beschreibt jedoch die vorhandenen Daten nur ungenügend. Es empfiehlt sich, die Gewichtsdaten, wie in Abb. 9 eingezeichnet, nach vier Zeitabschnitten in Gruppen aufzuteilen und getrennt zu untersuchen. Die Abschnitte I und III umfassen Zeiten etwa gleichbleibenden Körpergewichtes, mit dem einzigen Unterschied, daß das Gewicht von Mitte Dezember bis Ende Januar (III) auf höherem Niveau liegt als im Oktober (I). In Abschnitt II steigt das Gewicht linear an, in Abschnitt IV fällt es linear ab. Korreliert man die Gewichte aus Abschnitt I mit den zugehörigen Temperaturen, so ergibt sich eine Regressionsgerade, die nicht signifikant von Null verschieden ist (Abb. 10, Sterne). In Abschnitt III sind Gewicht und Temperatur positiv miteinander korreliert (Abb. 10, Kreise), und für die Abschnitte II und IV (Punkte) ergibt sich eine eindeutig negative Korrelation. Die in den Abschnitten II und IV vorhandenen Trends innerhalb der Stichproben deuten an, daß die be-

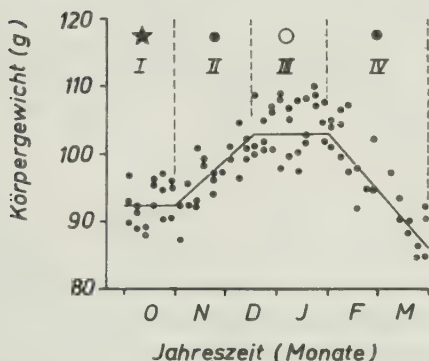
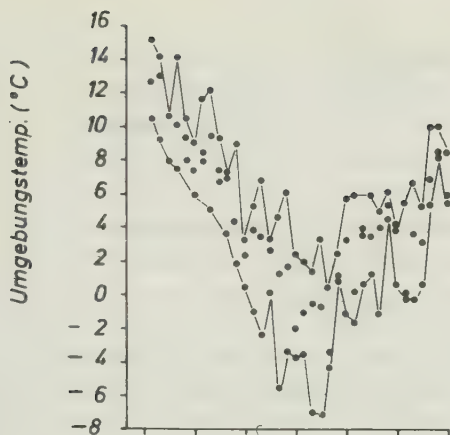


Abb. 9: Im oberen Diagramm entspricht jeder Punkt dem Mittel der mittleren Tagestemperatur innerhalb von fünf Tagen für die Winter 1969/70, 1970/71 und 1971/72 in Mannheim. Die durchgezogene Linie verbindet die Extremwerte der drei Winter. Im unteren Diagramm sind dieselben Gewichtsdaten enthalten wie in Abb. 1, nur daß die Pentadenmittel für die drei Winter getrennt eingezeichnet wurden. Die durchgezogene Linie setzt sich aus den Regressionsgeraden für die Abschnitte I bis IV zusammen. In Abschnitt I und III bleibt das Körpergewicht konstant, während es in Abschnitt II und IV ansteigt bzw. fällt. Die über der Abschnittnummer eingezeichneten Symbole werden in Abb. 9 wieder verwendet.

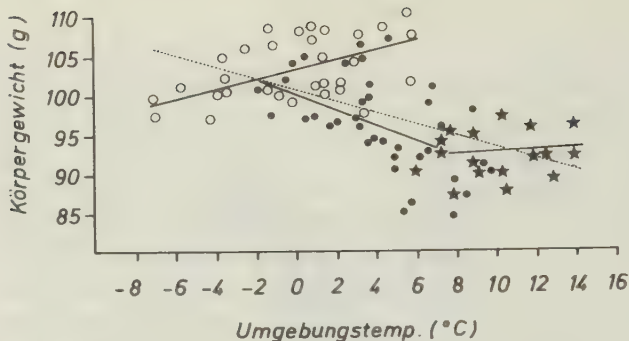


Abb. 10: Korrelation zwischen mittlerem Körpergewicht (Pentaden) und mittlerer Umgebungstemperatur (Pentaden). Die verschiedenen Symbole (Sterne, Kreise, Punkte) entstammen den in Abb. 8 mit I bis IV bezeichneten Abschnitten. Die gepunktete Linie ist die berechnete Regressionsgerade für alle eingezeichneten Werte. Für die Werte aus Abschnitt I (Sterne), Abschnitt II und IV (Punkte) und Abschnitt III (Kreise) wurde die Regressionsgerade getrennt berechnet.

rechneten Regressionen nullter Ordnung möglicherweise durch den Einfluß eines Faktors, der mit der Umgebungstemperatur korreliert ist, zustande kommen. Deshalb wurde eine partielle Regressionsanalyse zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur bzw. Zeit durchgeführt, um die "reine" Abhängigkeit zwischen Körpergewicht (y) und Zeit (x_1) bzw. Umgebungstemperatur (x_2) zu berechnen unter Ausschluß des "störenden" Einflusses der jeweils anderen Variablen. Die Gleichung der partiellen Regressionsgeraden ist für Abschnitt II:

$$y = 9,0723 + 1,2775 x_1 - 0,0247 x_2$$

und für Abschnitt IV:

$$y = 10,511 - 1,3436 x_1 - 0,2327 x_2$$

Der partielle Regressionskoeffizient zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur ist in beiden Fällen nicht signifikant von Null verschieden (Statistische Analyse siehe Tab. 1). Demnach besteht mit Ausnahme von Abschnitt III kein gesicherter Regressionskoeffizient zwischen Körpergewicht und gleichzeitig gemessener Umgebungstemperatur (jeweils gemittelt über 5 Tage).

Die Unsicherheit eines Rückschlusses von Gewichtsänderungen auf mögliche Temperaturwirkungen ergibt sich aus dem Vergleich von Daten-Paaren aus verschiedenen Jahren. In Tabelle 1 sind Mittelwerte des Gewichtes und der Temperatur aus vier Pentaden des Abschnittes III für die Winter 1969/70, 1970/71 und 1971/72 eingetragen. Ein Vergleich der Zahlen führt zu der schon nach Abb. 10 getroffenen Feststellung, daß Gewicht und Temperatur eher positiv miteinander korreliert sind. Zur gleichen Aussage kommt man,

Zeitabschnitt (siehe Abb.9)	I	II	III	IV
Regressionskoeffizient Nullter Ordnung	0.1730	-0.7083	0.5821	-1.5292
Stichprobengröße N	17	16	30	23
Signifikanz gegen 0	$p > 0.1$	$0.1 > p > 0.05$	$0.01 > p > 0.001$	$0.001 > p$
Partieller Regressionskoeffizient	0.3408	-0.0247	0.5440	-0.2327
Stichprobengröße N	17	16	30	23
Signifikanz gegen 0	$p > 0.1$	$p > 0.1$	$0.01 > p > 0.001$	$p > 0.1$

Tab. 1: Statistische Sicherung der Beziehung zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur. Der partielle Regressionskoeffizient wurde zwischen Körpergewicht, Umgebungstemperatur und Zeit berechnet.

1969 / 1970				1970 / 1971				1971 / 1972			
DATUM	N	UT	KG	DATUM	N	UT	KG	DATUM	N	UT	KG
20.12.-25.12.	21	-3.42	105.09	20.12.-25.12.	117	-3.78	100.61	20.12.-25.12.	7	+6.06	101.57
26.12.-31.12.	38	-2.04	106.23	26.12.-31.12.	88	-3.76	100.53	26.12.-31.12.	86	+2.36	106.40
1. 1.- 5. 1.	21	-1.14	108.71	1. 1.- 5. 1.	122	-6.98	97.63	1. 1.- 5. 1.	48	+1.94	108.27
5. 1.-11. 1.	38	-0.66	106.60	6. 1.-11. 1.	108	-7.12	99.45	6. 1.-11. 1.	8	+1.36	104.87

I

1970 / 1971				1971 / 1972			
DATUM	N	UT	KG	DATUM	N	UT	KG
20.12.-11. 1.	435	-5.40	99.47	20.12.-11. 1.	149	+2.93	106.69

II

1969 / 1970				1971 / 1972			
DATUM	N	UT	KG	DATUM	N	UT	KG
20.12.-11. 1.	118	-1.81	106.58	20.12.-11. 1.	149	+2.93	106.69

III

1969 / 1970				1971 / 1972			
DATUM	N	UT	KG	DATUM	N	UT	KG
20.12.-25.12.	21	-3.42	105.09	20.12.-25.12.	7	+6.06	101.57

IV

Tab. 2: Vergleich der mittleren Körpergewichte mit den mittleren Umgebungstemperaturen in den Wintern 1969/70, 1970/71 und 1971/72.

wenn man die über alle vier Pentaden gemittelten Gewichte und Temperaturen aus dem Winter 1970/71 mit denen des Winters 1971/72 vergleicht (Tab. 2, II). Auf keinen Einfluß der Temperatur auf das Gewicht würde man aufgrund eines Vergleiches der Daten von 1969/70 und 1970/71 schließen (Tab. 2, III), und auf eine negative Korrelation zwischen beiden Größen, wenn man die Gewichte einer Pentade vom Winter 1969/70 mit denen der gleichen Pentade vom Winter 1971/72 vergleicht (Tab. 2, IV). Das Körpergewicht der Amsel wird also vermutlich von anderen Faktoren weit mehr beeinflußt als von der Umgebungstemperatur oder kurzfristige Temperaturänderungen haben einen anderen Einfluß auf das Körpergewicht als langfristige Unterschiede in der mittleren Umgebungstemperatur.

3.2.1. Bedeutung der Fettdepots für die Wärmeisolation.

Nach der präparativen Bestimmung der Fettdepots (vgl. 3.1.2.) sind 68 % der im Winter gespeicherten Fettmenge subkutan abgelagert. Das legt die Vermutung nahe, daß das Winterfett bei

Nr.	Datum	KG-Anfang (g)	KG-Ende (g)	Dauer (h)	Δ KG/24 Std. (g/24h)
o1	16.2.72	97.4	83.7	68	4.84
o2	16.2.72	91.8	78.9	68	4.56
o3	16.2.72	104.4	86.5	70	6.14
o1	21.2.72	96.9	65.8	68	10.96
o2	21.2.72	98.7	74.1	67	8.78
o3	21.2.72	93.1	70.1	66	8.37

Tab. 3: Körpergewicht am Anfang und Ende des Hungerversuchs; Versuchsdauer und Gewichtsabnahme pro 24 Stunden.

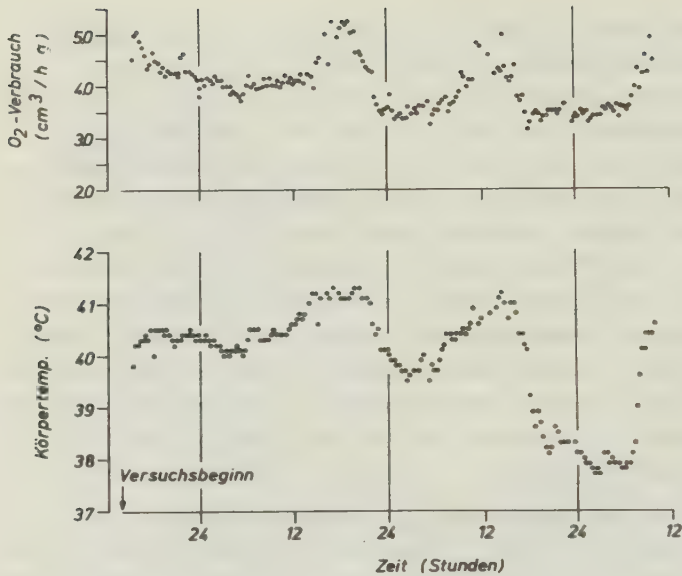


Abb. 11: Ruhewerte der Körpertemperatur und des Sauerstoffverbrauches in Abhängigkeit von Tageszeit und Versuchsdauer.

der Wärmeisolation der Amseln eine Rolle spielt. Antwort auf diese Frage kann der Vergleich des Energiehaushaltes fatter und magerer Amseln geben (Methode siehe 2.1.3.). Amseln, die 68 Stunden ohne Futter bei -10°C im Dauerdunkel gehalten werden, haben im Mittel einen Gewichtsverlust von 7,3 g/24 Std. (Tab. 3); Endgewichte von 83,7 und 86,5 g deuten darauf hin, daß die Energiereserven einiger Tiere nicht völlig verbraucht sind. Die Abb. 11 zeigt die Verläufe des Sauerstoffverbrauches und der Körpertemperatur einer Amsel während eines solchen Versuches. Beide Meßgrößen lassen synchrone, jedoch nicht völlig phasengleiche circadiane Schwankungen erkennen. In

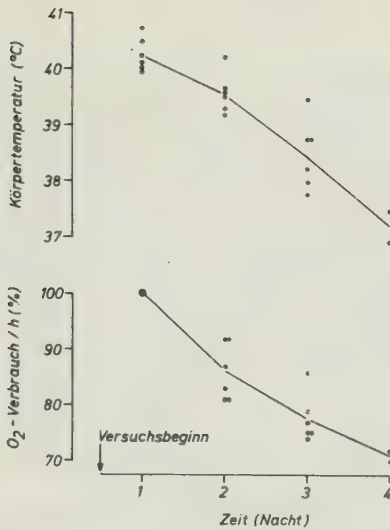


Abb. 12: Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch hungriger Amseln bei Nacht und -10°C Umgebungstemperatur. Sauerstoffverbrauch der 1. Nacht = 100 %. Die durchgezogene Linie verbindet die Mittelwerte.

Nr.	Datum	1.Nacht		2.Nacht		3.Nacht		4.Nacht	
		O ₂ -Verbr. (ml/h g)	KT (°C)	O ₂ -Verbr. (ml/h g)	KT (°C)	O ₂ -Verbr. (ml/h g)	KT (°C)	O ₂ -Verbr. (ml/h g)	KT (°C)
o1	16.2.72	3.75	40.15	3.25	39.35	2.90	38.00	-	-
o2	16.2.72	3.60	40.05	3.40	39.65	3.40	37.80	-	-
o3	16.2.72	3.10	40.55	3.10	40.25	2.95	39.50	-	-
o1	21.2.72	3.75	40.75	3.30	39.70	3.20	38.80	3.10	37.50
o2	21.2.72	3.50	40.30	3.40	39.60	3.00	38.25	3.15	36.95
o3	21.2.72	4.25	40.00	4.15	39.25	4.20	38.80	-	-
$\bar{x}$		3.66	40.30	3.43	39.63	3.27	38.53	3.13	37.23
SA		0.34	0.27	0.34	0.32	0.45	0.57	-	-
MPM		0.15	0.12	0.15	0.14	0.20	0.26	-	-

Tab. 4: Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch in den 4 Versuchsnächten.

den drei aufeinanderfolgenden Perioden werden am Tage (während der 'Aktivitätszeit' des im Dunkeln meist bewegungslosen Tieres) jeweils etwa gleich hohe Maxima erreicht, während die nächtlichen Minima (in der 'Ruhezeit') zunehmend tiefer rücken. Dieses Absinken der Minima ist in Abb. 12 für alle 6 untersuchten Amseln dargestellt. Der Sauerstoffverbrauch sinkt von 3,66 ml/h x g in der 1. Nacht auf 3,13 ml/h x g in der 4. Nacht (Tab. 4), die Körpertemperatur im gleichen Zeitraum von 40,3° C auf 37,2° C. Der respiratorische Quotient liegt im ganzen Versuchszeitraum im Mittel bei 0,75, mit einem Maximum von rund 0,8 während der Aktivitätszeit und einem Minimum von rund 0,7 in der Ruhezeit.

Wenn Fettdepots für die Wärmeisolation eine Rolle spielen, so ist zu erwarten, daß die Amseln im geschilderten Hungerversuch vom 1. zum 4. Versuchstag zunehmend schlechter isoliert sind. Die Wärmeisolation (I) eines Vogels läßt sich nach der Formel

$$I = \frac{T (KT - UT)}{W_A} \quad ^\circ\text{C/Watt}$$

berechnen, worin T (KT - UT) die Differenz zwischen Körpertemperatur und Umgebungstemperatur und W_A die Wärmeabgabe bedeuten. Im Mittel kann die Wärmeabgabe gleich der Wärmebildung (W_B) gesetzt werden.

$$W_A = W_B$$

Die Wärmebildung ergibt sich aus dem Sauerstoffverbrauch (für einen mittleren RQ von 0,75) nach der Gleichung

$$W_B = V O_2 \text{ (ml/h) } \times 5,51 \times 10^{-3} \text{ Watt}$$

Die Berechnung liefert nur dann brauchbare Werte für die Isolation, wenn die in die Gleichungen eingesetzten Meß-

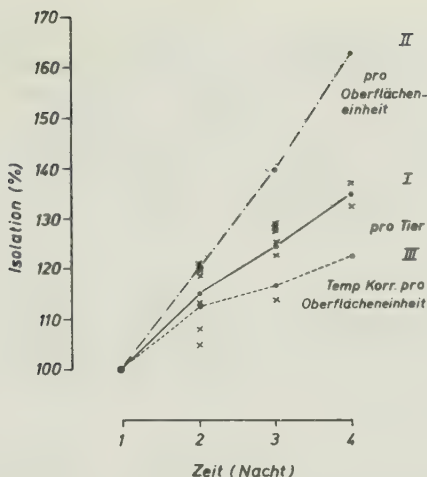


Abb. 13: Änderung der Isolation an 4 aufeinanderfolgenden Nächten bei hungernden Amseln. Kurve I wurde aus dem Sauerstoffverbrauch pro Stunde und Tier berechnet. Die Kreuze stellen die Abweichung der Isolation der Einzeltiere von der Isolation der 1. Nacht = 100 % dar, die Punkte die Mittelwerte. Kurve II wurde aus dem Sauerstoffverbrauch pro Stunde und Oberfläche berechnet, Kurve III aus dem temperaturkorrigierten Sauerstoffverbrauch pro Stunde und Oberfläche.

daten aus einer Zeit stammen, in der sich der Wärmebestand des Körpers nicht geändert hat. Nach Abb. 11 ist diese Voraussetzung in der Zeit der circadianen Minima für 3 bis maximal 5 Stunden annähernd erfüllt. Über diese Zeitspannen sind deshalb die für Sauerstoffverbrauch und Körpertemperatur registrierten Werte für jede der vier Nächte gemittelt und zur Berechnung der Isolation herangezogen worden. Setzt man die Wärmeisolation jeden

Tieres in der 1. Nacht gleich Hundert, so ergibt sich im Mittel aller 6 Tiere bis zur 4. Nacht ein Zuwachs von 35 % (Abb. 13, Kurve I). Diese für das ganze Tier berechneten Werte sind allerdings insofern für eine Diskussion des Problems nur bedingt brauchbar, als für den Energiehaushalt die relative Oberfläche mit entscheidend ist. Da die Oberfläche mit dem Gewicht von der 1. zur 4. Nacht kleiner wird, muß zu einem Vergleich der Werte die Wärmeisolation auf die Einheit der Oberfläche bezogen werden. Als Näherungswert für die Berechnung der Oberfläche (O) gilt die Formel von Meeh (1879):

$$O = 10 \times \text{kg}^{0,67}$$

Aus den so berechneten Werten der Isolation je Einheit der Oberfläche ergibt sich die Kurve II in Abb. 13. Der für den Energiehaushalt entscheidende Zuwachs an Isolation ist demnach noch größer als sich aus der Berechnung für das ganze Tier ergibt und widerspricht der Erwartung. Es ist zu prüfen, ob dieser Zuwachs nicht vorgetäuscht sein kann, bzw. welche Umstände (außer der Abmagerung) zu einer Änderung der Wärmeisolation von der 1. zur 4. Nacht beigetragen haben können.

Für eine Reihe von Tierarten gilt, daß die Wärmeisolation mit sinkender Umgebungstemperatur zunächst anwächst, bei der kritischen Temperatur (d.h. jener Temperatur, unterhalb der der Umsatz zu steigen beginnt) ein Maximum erreicht und darunter konstant bleibt. Vielfach, und insbesondere bei Vögeln, wächst die Isolation jedoch auch unterhalb der kritischen Temperatur mit sinkender Umgebungstemperatur weiter an. (Eine der Folgen davon ist, daß eine durch die Umsatzwerte im Temperatur-Umsatz-Diagramm gezogene Gerade bei Extrapolation die Abszisse bei einem Wert oberhalb der Kerntemperatur schneidet; vgl. Abb. 16). Dieses fortgesetzte Anwachsen der Isolation könnte durch

die sinkenden Umgebungstemperaturen bedingt sein, unter Umständen aber auch durch die damit verbundene Vergrößerung des Temperaturgefälles zwischen Kern und Körperoberfläche. Wenn diese zweite Annahme zutrifft, so ist bei der Diskussion der oben geschilderten Versuchsergebnisse zu berücksichtigen, daß das Temperaturgefälle Kern - Umgebung in der 4. Nacht geringer ist als in der 1. Nacht.

Um den Einfluß der Abmagerung auf die Isolation abschätzen zu können, müssen mögliche Einflüsse des geänderten Temperaturgefälles ausgeschlossen werden. Mit anderen Worten: Die Wärmeisolationenwerte der 1. und 4. Nacht müssen für (hypothetisch) gleiche Kerntemperaturen miteinander verglichen werden. Das ist möglich, wenn man die Beziehung zwischen Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch zur Umrechnung der Werte heranzieht. Zur Ermittlung dieser Beziehung bieten sich die kurzfristigen Änderungen bei der Meßgrößen an, da angenommen werden kann, daß sich Körpergewicht, Volumen-Oberflächenverhältnis und Fettgehalt in kurzen Zeiträumen nur geringfügig ändern. Auf diese Weise ist aus den Registrierwerten aller 6 Amseln errechnet worden, um wieviel sich der Sauerstoffverbrauch bei Änderung der Körpertemperatur um 1°C in den einzelnen Versuchsabschnitten geändert hat. Die Abb. 14 zeigt die so ermittelten Quotienten als Funktion der Versuchsdauer. Die Regressionsgerade ($y = 41,5 - 0,193x$) ist nicht signifikant von Null verschieden. Die Beziehung zwischen den beiden Meßgrößen bleibt also über den Versuch hin unverändert; wenn die Körpertemperatur um 1°C sinkt, so vermindert sich der Sauerstoffverbrauch um durchschnittlich $33,2\text{ ml/h}$. Mit Hilfe dieses Faktors sind die auf die Einheit der Oberfläche bezogenen Werte der Wärmeisolation so korrigiert worden, als hätten die Amseln während des ganzen Versuches die gleiche Körpertemperatur und also auch das gleiche Temperaturgefälle

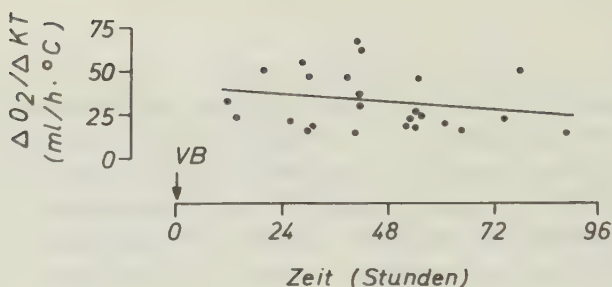


Abb. 14: Beziehung zwischen Änderung des Sauerstoffverbrauches und gleichzeitiger Änderung der Körpertemperatur. Jeder Punkt entspricht der Änderung des O_2 -Verbrauches bei Änderung der Körpertemperatur um $1^\circ C$ in einem Zeitraum von maximal 5 Stunden. Über den Versuchszeitraum ergeben sich somit pro Tier mehrere Punkte. Die Regressionsgerade ist nicht signifikant von 0 verschieden. (VB = Versuchsbeginn).

vom Kern zur Umgebung behalten. Die Kurve III in Abb. 13 beruht auf diesen korrigierten Werten. Es ergibt sich, daß die von Änderungen der Oberfläche und des Temperaturgefälles (Kern - Körperoberfläche) unabhängige Wärmeisolation der abgemagerten Amseln in der 4. Nacht immer noch um 22 % größer ist als in der 1. Nacht. Das spricht mit großer Wahrscheinlichkeit gegen eine Bedeutung der Fettdepots für die Isolation.

3.2.2. Bedeutung als Energiereserve.

Das Winterfett der Amsel ist mit seinem hohen Kalorienwert vorzüglich als Energiereserve geeignet für Zeiten, in denen die Vögel kein Futter aufnehmen können, wie dies in den langen Winternächten und während extremer Schlechtwetterperioden der Fall ist. Die Frage ist, in welchem Ausmaß das Winterfett als Energiereserve eingesetzt werden kann und ob es unter Umständen alleine ausreicht, den

Energiebedarf der Vögel über mehr als 24 Stunden zu sichern.

Die Gewichtsabnahme freilebender Amseln zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang beträgt in den Monaten Dezember bis Januar im Durchschnitt 4,23 g (Tab. 5). Ein Teil davon ist auf das Leeren des Magens und Verdauungstraktes zurückzuführen. Das durchschnittliche Gewicht des Mageninhaltes von 8 Amseln, die zwischen 16⁰⁰ und 18⁰⁰ gefangen wurden, war 3,1 g, von 7 Amseln, die zwischen 7⁰⁰ und 8⁰⁰ gefangen wurden, 0,2 g (Tab. 6). Somit bleiben

	NACHTLÄNGE (STD)	KG bei SU (g)	KG bei SA (g)	Δ KG (g)	ΔKG/ h (NACHT) (g)
DEZEMBER	15.90	106.12	101.20	4.92	0.309
JANUAR	15.45	103.09	99.55	3.54	0.229
X	15.67			4.23	0.269
APRIL	10.25	91.87	87.98	3.89	0.380
MAI	8.60	93.97	89.50	4.47	0.519
JUNI	7.65	91.93	86.99	4.94	0.646
JULI	8.05	90.95	87.60	3.35	0.416
AUGUST	9.50	92.48	88.52	3.96	0.417
SEPTEMBER	11.33	95.78	93.31	2.45	0.216
X	9.23			3.84	0.432

Tab. 5: Körpergewicht bei Sonnenuntergang (KG bei SU), Körpergewicht bei Sonnenaufgang (KG bei SA) und Gewichtsverlust zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang (Δ KG). Da das durchschnittliche Körpergewicht in den untersuchten Monaten etwa konstant blieb, konnte der Gewichtsverlust pro Nachtstunde (Δ KG/h) berechnet werden.

Fangzeit zw. 7 ⁰⁰ und 8 ⁰⁰		Fangzeit zw. 16 ⁰⁰ und 18 ⁰⁰	
Mageninhalt	Gewicht (g)	Mageninhalt	Gewicht (g)
-	0.0	Hagebutten	2.3
-	0.0	Apfel	2.5
-	0.0	Apfel	2.9
-	0.0	Apfel	3.0
Apfelschalen	0.1	Apfel	3.2
Ligusterkerne	0.3	Apfel u. Abdomen eines Käfers	3.7
1 Schneckenhaus	0.4	Apfel	4.1
Apfelschalen	0.8		
$\bar{x} = 0.2$		$\bar{x} = 3.1$	

Tab. 6: Menge und Qualität des Mageninhaltes von Amseln, die bei Sonnenaufgang (7⁰⁰ bis 8⁰⁰) und Sonnenuntergang (16⁰⁰ bis 18⁰⁰) im Dezember und Januar gefangen wurden.

noch ca. 1,3 g nächtlichen Gewichtsverlustes, die möglicherweise auf Fettabbau beruhen, was jedoch sicher zu hoch ist, da auch Wasser und andere Substanzen abgegeben werden. Die durchschnittlichen Fettreserven von 15 g in den Wintermonaten werden also selbst in extremsten Winternächten nie in vollem Umfang benötigt, so daß das Winterfett der Amseln über die Energiereserve für Winternächte hinaus weitere Bedürfnisse abdecken kann. Auch während Schlechtwetterperioden mit Schneefall und tiefen Umgebungstemperaturen ist zu vermuten, daß von

den Amseln kein Futter aufgenommen werden kann und die Fettdepots eine Energiereserve für solche Zeiten darstellen. Für die Untersuchung der möglichen Zusammenhänge zwischen Wetter und Körpergewicht stehen Daten aus den Monaten Dezember und Januar aus der weiteren Umgebung von Mannheim zur Verfügung. Der Gewichtsverlauf der Amseln für die Winter 1969/70, 1970/71 und 1971/72 ist in Abb. 15 dargestellt. Wenn man von dem allgemeinen Gewichtsanstieg im Herbst und dem Gewichtsabfall im Frühjahr absieht, fallen plötzliche Gewichtsänderung z.B. Mitte Januar 1970 oder Anfang Januar 1971 auf (siehe Pfeile). Es liegt die Vermutung nahe, daß diese Gewichtsänderungen durch schlechtes Wetter bedingt waren. Durch partielle Regressionsanalyse für die Zeit von Mitte Dezember bis Ende Januar (siehe Abb. 9, Abschnitt III) lassen sich die Wirkungen einzelner Wetterfaktoren wie Umgebungstemperatur (x_2) und Schneehöhe (x_1) auf das Körpergewicht abschätzen. Korreliert werden jeweils die mittleren Tagesmittel der Umgebungstemperatur bzw. mittleren Schneehöhen während dieser Pentade. Die Gleichung der partiellen Regressionsanalyse ist

$$y = 10,428 - 0,047 x_1 + 0.896 x_2$$

Nur Körpergewicht und Umgebungstemperatur sind positiv miteinander korreliert ($N = 30$, $0,01 < p < 0,05$), während sich zwischen Körpergewicht und Schneehöhe keine Abhängigkeit nachweisen läßt ($N = 30$, $0,1 < p$). Die Kausalzusammenhänge zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur, wie z.B. Nahrungsmangel durch gefrorenen Boden oder erhöhter Wärmeverlust durch größere Temperaturdifferenz zwischen Vogel und Umgebung müssen durch andere Methoden erfaßt werden.

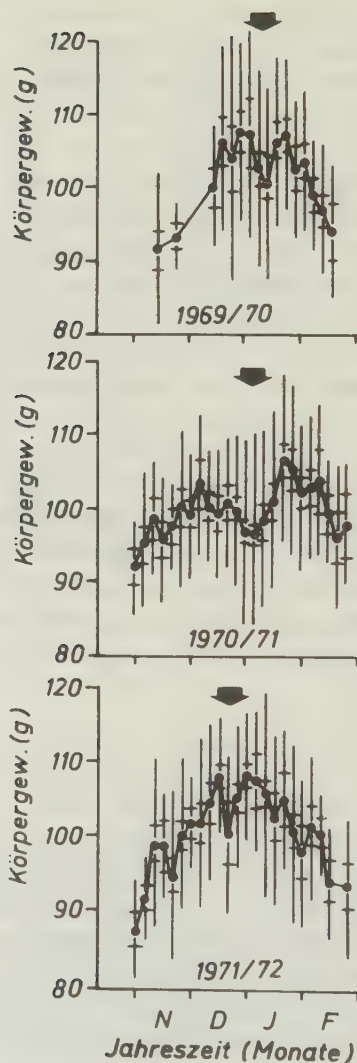


Abb. 15: Änderung der Körpergewichtsmittel (Pentaden) während der Winter 1969/70, 1970/71 und 1971/72. Senkrechte Striche = Standardabweichung. Die Pfeile deuten auf Änderungen des mittleren Körpergewichtes hin, die vom ungestörten Gewichtsverlauf abweichen.

3.3. Reduktion des Energieverbrauches

3.3.1. Jahresgang des Gewichtsverlustes in der Nacht

Ein tagaktiver Vogel, dessen Körpergewicht im langfristigen Mittel unverändert bleibt, muß tagsüber Energiereserven speichern, um damit den Energiebedarf für die Nacht zu decken. Der Gewichtszuwachs am Tag hängt also auch von den Faktoren ab, die den Energiebedarf in der Nacht beeinflussen, wie z.B. die Nachtlänge, die klimatischen Bedingungen, das Nüchternungsverhalten und die Wärmeisolation des Vogels. Der Gewichtsabfall in der Nacht bzw. der Gewichtszuwachs am Tag ist damit ein grobes Maß, mit dessen Hilfe über die oben genannten Faktoren eine Aussage gemacht werden kann.

Um die Amplitude der Gewichtsschwankung zu berechnen, wird für jeden Monat aus den Einzelwerten des Körpergewichtes zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang die Regressionsgerade berechnet und der y-Wert der Geraden x bei Sonnenaufgang bzw. Sonnenuntergang verwendet. Alle für Abb. 1 verwendeten Daten sind in der Berechnung enthalten. Für die Monate Februar, März, Oktober und November trifft die Voraussetzung eines bleichbleibenden Körpergewichtsniveaus nicht zu; deshalb werden sie bei den weiteren Überlegungen weggelassen. Die Gewichts Differenz zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang ist in den Monaten Dezember, Januar und April bis September immer etwa gleich groß und beträgt rund vier Gramm (Tab. 5). Da die Nächte in den Monaten Dezember und Januar wesentlich länger sind als in den Monaten April bis September, ist der Gewichtsverlust pro Nachtstunde in den Wintermonaten mit 0,269 g/h geringer als in den Sommermonaten mit 0,432 g/h (Tab. 5). Die tiefere Umgebungstemperatur im Winter würde das gegenteilige Ergebnis erwarten

lassen, wenn die Aktivitätsmenge im Winter und Sommer in der Nacht immer gleich groß bzw. Null ist und die anderen, den Stoffwechsel beeinflussenden Bedingungen gleich sind. Allerdings kann es sein, daß in den Wintermonaten die pro Gramm Nahrung aufgenommene Energiemenge größer ist als im Sommer, da an den künstlich errichteten Futterstellen oft sehr fettreiches, d.h. energiereiches Futter zur Verfügung steht. Andererseits ist es denkbar, daß die im Sommer verfügbare, tierische Nahrung einen höheren Energieinhalt hat als die im Winter an den Futterstellen aufgenommene Nahrung, die möglicherweise gar nicht ganz verdaut werden kann. Es ist demnach zulässig, zunächst einmal von der einfachen Annahme auszugehen, daß die pro Gramm Nahrung aufgenommene Energiemenge im Sommer und Winter etwa gleich hoch ist. Wenn das stimmt, so ist aus dem geringeren stündlichen Gewichtsverlust im Winter auf einen im Vergleich zum Sommer geringeren nächtlichen Stoffwechsel zu schließen.

3.3.2. Abhängigkeit des Energieverbrauches in der Nacht von jahresperiodischen Faktoren.

Die im vorigen Kapitel geschilderten Ergebnisse von Freilandbeobachtungen deuten an, daß die Amsel im Winter einen geringeren nächtlichen Energieverbrauch hat als im Sommer. Versuche, den experimentellen Nachweis eines solchen Jahresganges durch Messung des Stoffwechsels im Laboratorium zu erbringen, stoßen auf beträchtliche Schwierigkeiten. Eine Jahreszeit ist durch eine große Zahl von Umweltfaktoren gekennzeichnet, die alle zur physiologischen Wirksamkeit beitragen können. Einige dieser Faktoren (Lufttemperatur, Bewölkung, vorherrschende Witterung u.a.) unterliegen starken zufälligen Schwankungen, wowohl innerhalb einer Jahreszeit wie auch von Jahr zu Jahr. Wenn der Jahresgang des Energieverbrauches an Tieren festgestellt werden soll, die unter solch natürlich schwankenden Be-

dingungen im Freien gehalten werden, so sind zum Erreichen gesicherter Ergebnisse Messungen an einem großen Tiermaterial in vermutlich mehreren Jahren notwendig. Im Gegensatz zu den zufällig variierenden Faktoren ist die Photoperiode (die Tageslänge) eine Größe, die sich in immer gleicher Weise mit der Jahreszeit ändert und die sich leicht im Laboratorium simulieren läßt. Wenn es gelingt, eine Verringerung des Energieverbrauches im simulierten Winter-Kurztag gegenüber dem Langtag nachzuweisen, erhält die aus Freilandbeobachtungen abgeleitete Hypothese eine wesentliche Stütze.

Versuche mit photoperiodisch simulierten Jahreszeiten sind an 16 Amseln durchgeführt worden (Herkunft der Tiere und Aufzuchtbedingungen vgl. 2.1.4.). An den von Hand aufgezogenen Tieren, die ab August in konstanter Temperatur gehalten worden sind, ist im Verlauf des Winters fünf Mal der Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur gemessen worden (Methode vgl. 2.2.3.). Die im folgenden Text und in den Abbildungslegenden verwendete Zeitangabe in Monaten bezieht sich auf die dem Gang der natürlichen Photoperiode angepaßte Länge des Kunsttages. In Abb. 16 ist für fünf simulierte Monate der Sauerstoffverbrauch als Funktion der Umgebungstemperatur dargestellt. Zwischen dem Sauerstoffverbrauch bei $+22^{\circ}\text{C}$ und $+15^{\circ}\text{C}$ läßt sich ein Unterschied statistisch nicht sichern. Deshalb wird der Sauerstoffverbrauch bei beiden Umgebungstemperaturen als ein Wert für den Basalstoffwechsel zusammengefaßt (siehe Tab. 7). Der Sauerstoffverbrauch bei -20°C liegt in allen Monaten rund doppelt so hoch wie der Basalstoffwechsel. Einen Vergleich des Sauerstoffverbrauchs bei $+22^{\circ}\text{C}$, $+15^{\circ}\text{C}$, 0°C und -20°C Umgebungstemperatur während der verschiedenen Monate bietet Abb. 17. Bei allen vier Testtemperaturen ist der Sauerstoffverbrauch in den

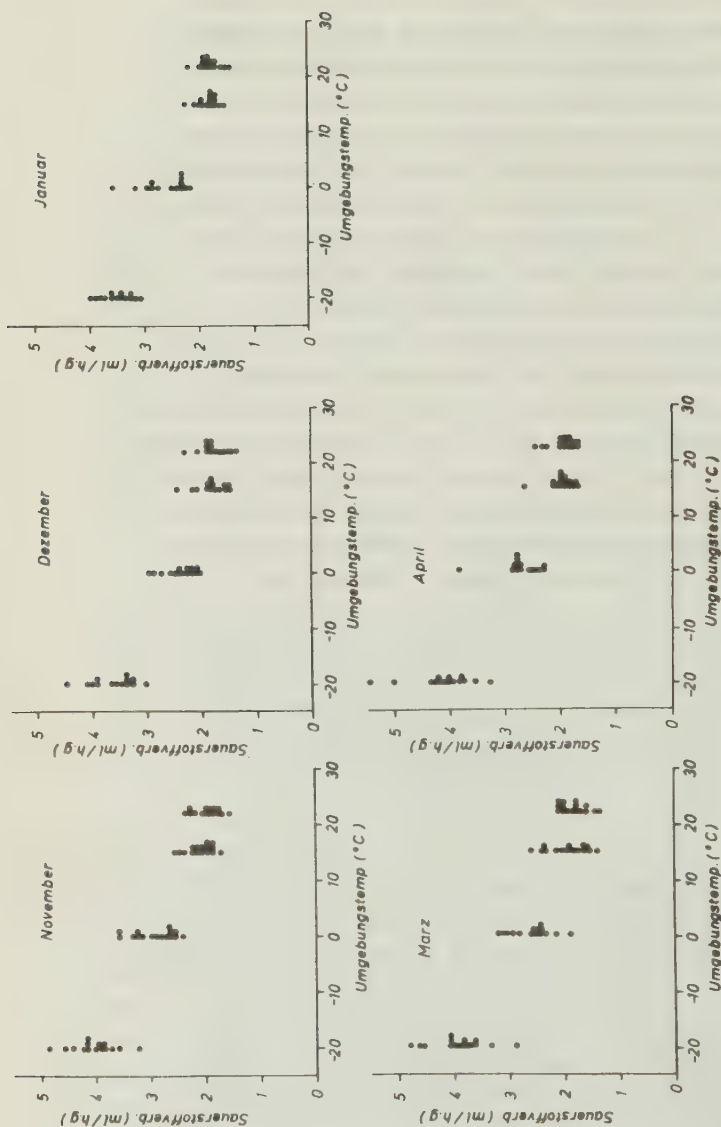


Abb. 16: Nächtlicher Sauerstoffverbrauch der Amseln in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur für die Monate November bis April. Die verwendete Zeitangabe in Monaten ist nur durch die Länge des Kunsttages, der der natürlichen Photoperiode angepaßt ist, charakterisiert (konstante Umgebungstemperatur). Die Messungen wurden jeweils bei +22° C, +15° C, 0° C und -20° C Umgebungstemperatur durchgeführt.

22°C u. 15°C Umgebungstemp.				
	DEZ	JAN	MÄRZ	APRIL
NOV	0.001 > p	0.001 > p	0.05 > p > 0.025	0.4 > p > 0.3
DEZ		0.5 > p > 0.4	0.2 > p > 0.1	0.005 > p > 0.001
JAN			0.4 > p > 0.3	0.01 > p > 0.005
MÄRZ				0.3 > p > 0.2

0°C Umgebungstemp.				
	DEZ	JAN	MÄRZ	APRIL
NOV	0.001 > p	0.05 > p > 0.025	0.025 > p > 0.02	0.02 > p > 0.1
DEZ		0.1 > p > 0.05	0.01 > p > 0.05	0.005 > p > 0.001
JAN			0.99 > p > 0.98	0.4 > p > 0.3
MÄRZ				0.4 > p > 0.3

-20°C Umgebungstemp.				
	DEZ	JAN	MÄRZ	APRIL
NOV	0.01 > p > 0.005	0.001 > p	0.5 > p > 0.4	0.5 > p > 0.4
DEZ		0.5 > p > 0.4	0.1 > p > 0.05	0.005 > p > 0.001
JAN			0.005 > p > 0.001	0.001 > p
MÄRZ				0.2 > p > 0.1

zw. 15 und 22°C Umgebungstemp.				
NOV	DEZ	JAN	MÄRZ	APRIL
0.2 > p > 0.1	0.8 > p > 0.7	0.6 > p > 0.5	0.3 > p > 0.2	0.95 > p > 0.9

Tab. 7: Statistische Sicherung des in Abb. 17 eingezeichneten, mittleren Sauerstoffverbrauches von jeweils 16 Amseln in den verschiedenen Monaten (t-Test). Die unterste Tabelle gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der der Sauerstoffverbrauch bei +15° C und +22° C Umgebungstemperatur verschieden ist.

Wintermonaten geringer als in den Monaten November, März und April (statistische Sicherung siehe Tab. 7). Bei 0° C besteht eine Temperaturdifferenz zwischen Vogel um Umgebung von rund 40° C (bei einer angenommenen Körpertemperatur von 40° C), bei -20° C Umgebungstemperatur eine Temperaturdifferenz von 60° C. Um den erhöhten Wärmeverlust bei dieser größeren Temperaturdifferenz auszugleichen, werden im Januar nur 0,90 ml O₂/h x g benötigt und in den Monaten November 1,12, Dezember 1,22, März 1,32 und April 1,42 ml O₂/h x g. Da die mittleren Körpergewichte der Amseln während der Stoffwechselfmessungen etwa gleich groß

waren (Tab. 8), sind die gefundenen Unterschiede im Stoffwechsel nicht auf unterschiedliche Gewichte zurückzuführen.

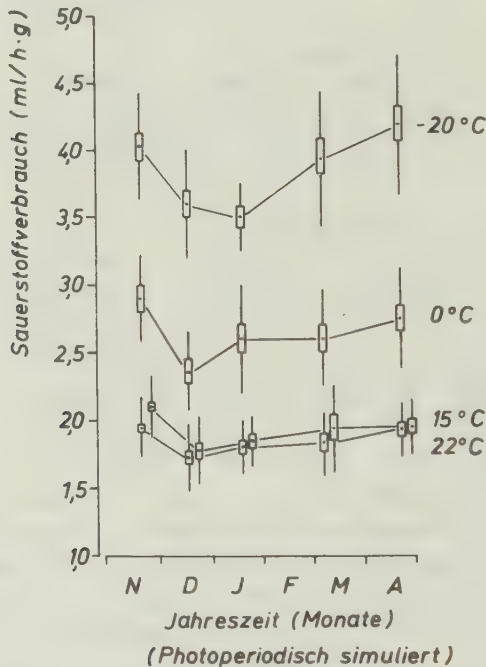


Abb. 17: Nächtlicher Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Photoperiode (siehe Legende Abb. 16) bei vier verschiedenen Umgebungstemperaturen. Rechtecke = Mittlerer Fehler des Mittelwertes, senkrechte Striche = Standardabweichung.

	NOVEMBER	DEZEMBER	JANUAR	MÄRZ	APRIL
$\bar{x}$	85.8	84.2	85.7	84.6	86.4
SA	6.6	4.2	5.3	6.4	9.3
MFM	1.7	1.1	1.4	1.6	2.4

Tab. 8: Mittleres Körpergewicht ($\bar{x}$) der unter 3.3.2. verwendeten Amseln zum Zeitpunkt der jeweiligen Stoffwechselmessung. Standardabweichung = SA, Mittlerer Fehler des Mittelwertes = MFM.

4. Diskussion

4.1. Rolle der Umgebungstemperatur bei Auf- und Abbau der Fettdepots

Mehrere Autoren haben bei Vögeln eine negative Korrelation zwischen Körpergewicht und augenblicklicher Umgebungstemperatur gefunden. (Baldwin und Kendeigh, 1938; Helms und Drury, 1960; King und Farner, 1966; Newton, 1969;). Die Korrelationskoeffizienten oder Regressionsgeraden nullter Ordnung wurden aus Wertegruppen ermittelt, in denen deutliche Trends vorhanden sind. Somit besteht der Verdacht, daß bei Anwendung einer partiellen Regressionsanalyse die signifikanten Beziehungen zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur verschwinden und das Körpergewicht der untersuchten Vögel in starkem Maße durch einen, den Trend verursachenden Faktor beeinflusst wird. Nach King und Farner (1966) ist bei *Zonotrichia leucophrys gambelii* der Fettindex (Äther-extrahierbares Fett in g $\times$ 100/Körpergewicht in g) überwinternder Vögel oberhalb $+3^{\circ}$ C unabhängig von der Lufttemperatur und zwischen $+3^{\circ}$ C und -1° C eine inverse, lineare Funktion der Lufttemperatur ($r = -0,94$). In Analogie zur Stoffwechsel - Temperaturbeziehung bezeichnen die Autoren den Bereich über $+3^{\circ}$ C Umgebungstemperatur, welche der "kritischen Temperatur" entspricht, als "thermoneutrale Zone". Bei der Amsel kann anstelle des Fettindex das Körpergewicht verwendet werden (vgl. 3.1.2.), da diese beiden Größen positiv miteinander korreliert sind. Betrachtet man in Abb. 10 die Werte aus Abschnitt I, II und IV (Sterne und Punkte), so ergibt sich auch bei der Amsel ein ähnliches Bild wie bei *Zonotrichia leucophrys*. Die "thermoneutrale Zone" reicht von etwa $+7^{\circ}$ C bis mindestens $+14^{\circ}$ C. Die "kritische Temperatur" liegt mit $+7^{\circ}$ C um 4° C höher als bei *Zonotrichia leucophrys*. Für die Amsel sind diese Aussagen jedoch nicht zulässig,

da sich mit Hilfe der partiellen Regressionsanalyse, im Gegensatz zur Regressionsanalyse nullter Ordnung, keine signifikant negative Beziehung zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur nachweisen läßt. Damit besteht die Vermutung, daß auch bei *Zonotrichia leucophrys* bei entsprechend kritischer Bearbeitung des Datmaterials keine negative Korrelation zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur und damit auch keine "thermoneutrale Zone" nachweisbar ist. Eine Reihe weiterer Befunde sprechen dafür, daß bei einigen Vogelarten niedrige Umgebungstemperaturen einen Anstieg des Körpergewichtes auslösen und damit als mittelbare Faktoren wirksam sind. So fanden Owen (1954), Haftorn (1951) und Odum (1949), daß das mittlere Körpergewicht von White-throated Sparrows, Blau-, Tannen- und Kohlmeisen in milden Wintern niedriger ist als zu vergleichbaren Zeiten in strengen Wintern. Mit welcher Vorsicht aber auch solche Beobachtungen interpretiert werden müssen, zeigt der in 3.1.3. gemachte Vergleich zwischen mittlerem Körpergewicht und mittlerer Umgebungstemperatur in verschiedenen Wintern (Tab. 1), bei dem je nach gewähltem Zeitabschnitt man zu verschiedenen Aussagen kommt.

Die Rolle der Umgebungstemperatur bei der Gewichts-entwicklung bzw. Fettablagerung im Winter ist somit aufgrund von Freilanduntersuchungen nach wie vor ungeklärt. (Die positive Korrelation zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur im Mittwinter (siehe 3.1.3., Abschnitt III) hat für die vorliegende Frage keine Bedeutung.)

4. 2. Bedeutung der Fettdepots und energiesparende Mechanismen
Für die winterlichen Fettdepots der Amsel läßt sich kein Beitrag zur Wärmeisolation der Tiere nachweisen (vgl. 3.2.1.). Die Gesamtisolation nimmt vielmehr bei hungernden Amseln, die ihre Fettdepots abbauen, stetig zu. Während des Hungerns nimmt das Körpergewicht von 93 Gramm auf 73 Gramm ab. Diese Gewichtsabnahme hat eine Verringerung der Körperoberfläche zur Folge, während die Federmenge gleich bleibt. Somit nimmt die "Federdichte" und damit auch die Isolationswirkung der Federn zu. Ob außer diesem "passi-

ven" noch ein zweiter, "aktiver" Mechanismus, wie z.B. Federsträuben, an der Zunahme der Isolation beteiligt ist, läßt sich aufgrund dieser Versuche nicht sagen. Für Kleinvögel wie z.B. *Emberiza citrinella* (Evans, 1969), *Zonotrichia leucophrys gambelii* (King und Farnner, 1966) und *Pyrrhula pyrrhula* (Newton, 1969) wurde gezeigt, daß die durchschnittlichen, winterlichen Fettreserven nur ausreichen, um den Energiebedarf einer Nacht und eines Teiles des folgenden Tages zu decken. Amseln überleben unter Versuchsbedingungen (Dauerdunkel, -10°C) durchschnittlich 68 Stunden ohne Futter (vgl. 3.2.1.). Auch im Freiland dienen die winterlichen Fettreserven der Amsel nicht nur als Energiereserve für eine Nacht, sondern haben ihre wesentliche Bedeutung als Energiereserve für Schlechtwetterperioden mit tiefen Umgebungstemperaturen (vgl. 3.2.2.). Dieser Unterschied in der Überlebensdauer zwischen Kleinvögeln mit einem Gewicht bis ca. 30 Gramm und den Amseln mit rund 100 Gramm ist zum Teil auf die geringeren Fettreserven der Kleinvögel zurückzuführen (vgl. Tab. 9). Dazu kommt noch, daß ein Kleinvogel bei tiefen Umgebungstemperaturen relativ mehr Energie für die Thermoregulation aufwenden muß als ein größerer Vogel, dessen Volumen-Oberflächenverhältnis günstiger ist. Dieser Nachteil eines kleineren Vogels, der auch bei einem intraspezifischen Vergleich vorhanden ist, wird innerhalb einer Amselpopulation dadurch ausgeglichen, daß die kleinen Individuen relativ zu ihrer Körpergröße mehr Fett besitzen als große Individuen und damit alle Amseln, unabhängig von ihrer Körpergröße, bei Nahrungsknappheit gleiche Überlebenschancen haben (vgl. 3.1.2.). Da die Energiemenge, die für die Thermoregulation benötigt wird, von der Temperaturdifferenz zwischen Vogel und Umgebung abhängt, könnte man erwarten, daß Amselpopulationen, die in kälteren

	Sex	$\Delta \text{KG (g)}$	$\text{KG}_{\text{Min.}} (\text{g})$	%
<u>Turdus merula</u>	♂	31.4	88.7	35.4
Miles P. (1965)	♀	19.3	93.9	20.6
<u>Turdus merula</u>	♂	19.5	87.5	22.2
vorliegende Arbeit	♀	16.5	86.5	19.1
<u>Pyrrhula pyrrhula</u>	♂	4.6	21.9	21.0
Newton I. (1966)	♀	3.1	23.1	13.6
<u>Otocornis alpestris praticola</u>	♂	7.4	36.0	20.6
Montagna W. (1934)				
<u>Dryobates pubescens</u>	♂+♀	4.0	24.6	16.3
Baldwin S.P. u.a. (1938)				
<u>Penthestes atricapillus</u>	♂+♀	1.6	10.4	15.4
Baldwin S.P. u.a. (1938)				
<u>Melospiza melodia</u>	♂	3.1	21.3	14.6
Nice M.M. (1937)	♀	2.6	20.9	9.5
<u>Chloris chloris</u>	♂	4.0	27.4	14.6
Miles P. (1968)	♀	2.8	28.2	9.9
<u>Emberiza citrinella</u>	♂+♀	3.2	23.2	13.8
Wallgren H. (1954)				
<u>Basodophus bicolor</u>	♂+♀	2.7	20.7	13.0
Baldwin S.P. u.a. (1938)				
<u>Colinus virginianus</u> (1971)	♂	21	161	13.0
Roseberry J.L. u. W.D. Klimstra	♀	11	169	6.5
<u>Carpodacus mexicanus frontalis</u>	♂	1.8	20.4	8.8
Partin J.L. (1933)	♀	1.4	20.4	6.9
<u>Lagopus lagopus</u>	♂	45	570	7.9
West G.C. u.a. (1968)	♀	45	490	9.2
<u>Passer domesticus</u>	♂+♀	1.8	27.3	6.6
Baldwin S.P. u.a. (1938)				
<u>Carduelis flamea</u>	♂+♀	0.7	13.1	5.3
West G.C. (1972)				

Tab. 9: Ausgewählte Beispiele der Körpergewichtsänderung zwischen Sommer und Winter bei freilebenden Vögeln. Die Gewichts Differenz (ΔKG) ist der Unterschied zwischen maximalem Körpergewicht im Winter und minimalem Körpergewicht im Sommer ($\text{KG}_{\text{Min.}}$). Der Gewichtsunterschied ist in % vom $\text{KG}_{\text{Min.}}$ angegeben.

Gebieten als in Süddeutschland überwintern, entsprechend mehr Fettreserven gespeichert haben. Tatsächlich werden die in der Tschechoslowakei (Januarmittel der Umgebungstemperatur: $-1,3^{\circ}\text{C}$) überwinternden Amseln im Winter um 35,4 % bzw. 20,6 % (für Männchen und Weibchen) des Magergewichts schwerer (Miles, 1965), die in Süddeutschland (Januarmittel der Umgebungstemperatur: $+0,9^{\circ}\text{C}$) überwinternden Amseln nur um 22,2 % bzw. 19,1 % (Männchen und Weibchen) des Magergewichts (Tab.). Entgegen der Erwartung haben zwei Vogelarten , Schneehuhn (*Lagopus lagopus*) und Birkenzeisig (*Carduelis flamea*), die den Winter in Alaska bei einer mittleren Januartemperatur von -15°C verbringen keine bedeutenden Fettreserven (Tab. 9). Andere adaptive Mechanismen können offensichtlich die funktionelle Bedeutung der Fettreserven ersetzen.

1. Futterreserven außerhalb des Körpers:

Zahlreiche Arten aus der Gruppe der Corviden (Tannenhäher, Eichelhäher u.a.) sammeln in den Herbstmonaten Futter, das versteckt wird und im Winter bei Nahrungsknappheit verwendet werden kann (Glutz von Blotzheim, 1956). Raubwürger, die im Winter im Brutgebiet bleiben, legen sich Nahrungsvorräte zu, die mit der Nahrungsknappheit im Winter in engem Zusammenhang stehen (Ullrich, 1971).

2. Futterreserven im Körper:

Goldammer und Schneehuhn u.a. besitzen einen Kropf, der als Speicher für Nahrungsreserven dient (Evans, 1969; West und Meng, 1968;).

Die Aufgabe der äußeren und inneren Futterreserven besteht darin, während nahrungsarmer Zeiten Energie für Prozesse wie Grundumsatz und Thermoregulation zur Verfügung zu stellen. Damit wird verständlich, daß die Überlebensdauer zu Zeiten ohne Futter auch dann verlängert wird, wenn der Energiebedarf für z.B. die Thermoregulation gesenkt werden kann.

Die qualitativ übereinstimmenden Ergebnisse der Abschnitte 3.3.1. und 3.3.2., die aufgrund von Freiland- als auch Laboruntersuchungen gewonnen wurden, zeigen, daß der Stoffwechsel der Amsel in den Winternächten niedriger ist als in den Sommernächten. Als Ursache hierfür kommen zwei Mechanismen in Betracht: Verbesserung der Gesamtisolation und Verringerung der Körpertemperatur.

Verringerter Stoffwechsel im Winter:

Wird die Umgebungstemperatur von 0°C auf -20°C gesenkt, so ist bei den Amseln, die bei einem, dem natürlichen, jahreszeitlichen Gang der Photoperiode entsprechendem künstlichen Belichtungswechsel gehalten werden, während der Zeit der kürzesten Photoperiode (Januar) der Sauerstoffverbrauch geringer als bei einer längeren Photoperiode (November, Dezember, März, April), (siehe 3.3.2. und Abb. 17). Der im Kurztag gemessene, geringere Energieverbrauch bei tiefen Umgebungstemperaturen stimmt qualitativ mit den Befunden aus dem Freiland überein, nach denen der Gewichtsverlust je Nachtstunde im Dezember und Januar geringer ist als während aller anderen Monate (siehe 3.3.1.). Das Ergebnis stützt die schon vor längerem entwickelte Hypothese, daß Stoffwechseländerungen die das Wintertier kennzeichnen, durch Kurztage ausgelöst werden können (Aschoff, 1955). Allerdings kann aufgrund der hier vorgelegten Befunde zwischen einem direkten Einfluß des Kurztages auf den Stoffwechsel und einer circannual-periodischen, durch die Photoperiode synchronisierten Änderung des Stoffwechsels nicht unterschieden werden. West (1972) konnte bei einem Licht-Dunkel-Wechsel von 4:20 Stunden beim Birkenzeisig den, im Vergleich zur Amsel, gegenteiligen Effekt, nämlich einen höheren Stoffwechsel messen gegenüber einer Gruppe von Vögeln, die bei gleicher Umgebungstemperatur, aber einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Stunden gehalten wurden. Eine Interpretation dieser Ergebnisse ist schwierig, da sich beide Gruppen in ihrem mittleren Körpergewicht (11,5 g bei $N = 4$ gegenüber 14,7 g bei $N = 6$)

unterscheiden und der Einfluß dieses Gewichtsunterschiedes auf den Stoffwechsel schwer abzuschätzen ist. Der bei Kurztag geringere Sauerstoffverbrauch der Amsel läßt sich unter der berechtigten Annahme, daß die Körpertemperatur gleich geblieben ist, nur durch eine Verbesserung der Gesamtisolation erklären. Theoretisch kann dies z.B. durch verstärktes Federsträuben (Mc Farland u.a., 1968) oder Durchblutungsänderungen an den Beinen (Steen u.a., 1965) zustande kommen. Am wahrscheinlichsten scheint jedoch, daß neu wachsende Federn den Wärmeverlust im Januar verringert haben. Diese Deutung gewinnt durch die Beobachtung von Helms und Drury (1960) an Wahrscheinlichkeit, die bei nordamerikanischen Ammern beobachteten, daß nach Abschluß der Kleingefiedermauser noch weitere Flaumfedern in den Federrainen wachsen. Die Tatsache, daß die Isolation im März und April im Vergleich zum Januar wieder verringert ist, kann sowohl darauf zurückzuführen sein, daß Federn ausgefallen sind, als auch auf die durch die Käfighaltung bedingte starke mechanische Abnutzung des Gefieders. Coulombe (1970) fand bei *Speotyto cunicularia* im Winter einen geringeren Sauerstoffverbrauch als im Sommer und konnte zeigen, daß das Gefieder im Sommer andere physikalische Eigenschaften hat als im Winter. West (1972) kommt beim Schneehuhn zu ähnlichen Ergebnissen mit geringem Stoffwechsel und guter Isolation im Winter und höherem Stoffwechsel und schlechter Isolation im Sommer. Diesen Ergebnissen aus dem Freiland steht eine ganze Reihe anderer Befunde an anderen Vogelarten gegenüber, die sich zum Teil auf relativ geringes Datenmaterial stützen oder mit anderen Methoden ermittelt wurden, so daß ein direkter Vergleich mit den hier vorliegenden Daten nicht möglich ist. Für die Amsel scheint sich damit die von Schölander u.a. (1950) für Säugetiere gemachte Vorhersage zu bestätigen, daß für eine Anpassung an Kälte in erster Linie eine Verbesserung der Isolation in Frage kommt.

4.3. Hypothermie:

Erniedrigungen der Körpertemperatur, die über das normale Maß der tagesperiodischen Schwankung hinausgehen, sind von zahlreichen Vogelarten aus der Gruppe der Kolibris, Ziegenmelker, Segler, Schwalben, Meisen, Colies (*Colius*) und Mistletoebirds (*Dicaeum*) bekannt (Bartholomew, Howell und Cade, 1957; Haftorn, 1972;). Bei Singvögeln (außer Schwalben und Meisen) ist Hypothermie bis auf Hinweise von Steen (1958) für Finken, Sperlinge und Birkenzeisige noch nicht gefunden worden. Ausgelöst wird dieses Verhalten durch Hungern bzw. Gewichtsverlust (*Apus*, *Aeronautus*) oder durch tiefe Umgebungstemperaturen (*Hummingbirds*). Die Körpertemperatur sinkt dabei oft weit unter 20°C ab. Bei der Amsel liegt die gemessene maximale Temperaturerniedrigung gut $3,5^{\circ}\text{C}$ niedriger als die in einer normalen Nacht erreichte Körpertemperatur. Abb. 18 zeigt einen Vergleich der Körpertemperatur einer hungernden Amsel mit der einer hungernden Nachtschwalbe (Peiponen, 1965). Zu beachten ist, daß der Temperatur- als auch der Zeitmaßstab in beiden Abbildungen verschieden ist. Ein Unterschied ergibt sich dadurch, daß die Nachtschwalbe in der Morgen- und Abenddämmerung aktiv ist, während die Amsel tagsüber ihre Aktivitätszeit hat. Zwischen den Temperaturkurven von Amsel und Nachtschwalbe bestehen jedoch einige grundlegende Gemeinsamkeiten, die für einen gleichen Mechanismus sprechen, der unterschiedlich stark ausgeprägt ist.

1. Die Körpertemperatur wird in der Ruhezeit des Vogels gesenkt.
2. Nach dem nächtlichen Absinken der Körpertemperatur wird während der Aktivitätszeit immer wieder etwa das gleiche Niveau erreicht.
3. Die Körpertemperatur sinkt in der Ruhezeit mit fortschreitendem Hungern bzw. Erniedrigung des Körpergewichts stärker. Die Körpertemperatur liegt bei der

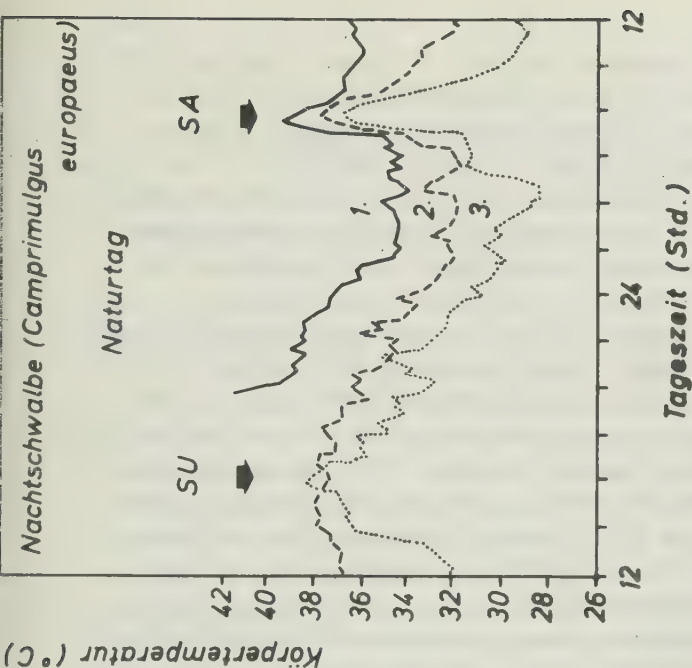
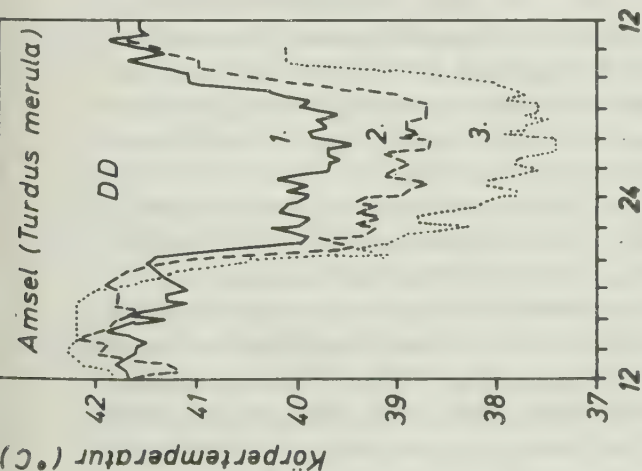


Abb. 18: Vergleich zwischen dem Verlauf der Körpertemperatur einer hungernden Amsel und einer hungernden Nachtschwalbe (Peiponen, 1965) an drei aufeinanderfolgenden Nächten. Die Amsel wurde im Dauerdunkel (DD) bei einer konstanten Umgebungstemperatur von -10°C gehalten, während die Nachtschwalbe bei natürlicher Photoperiode (SU = Sonnenuntergang, SA = Sonnenaufgang) und natürlicher Temperaturschwankung gemessen wurde.

Amsel in der 2. Nacht um ungefähr 1° C und in der 3. Nacht um etwa 2° C tiefer als in der 1. Nacht. Bei der Nachtschwalbe beträgt der Unterschied zwischen der 2. und der 1. Nacht ungefähr 2° C und von der 3. zur 1. Nacht ca. 5° C.

4. Die Form des Temperaturverlaufes ist ähnlich. Die Körpertemperatur sinkt in der Ruhezeit allmählich immer weiter ab, um dann von ihrem tiefsten Wert in relativ kurzer Zeit das Niveau während der Aktivitätszeit zu erreichen.

Gleichzeitig mit sinkender Körpertemperatur wird auch der Energiestoffwechsel in der 4. Nacht um bis zu 30 % gegenüber der 1. Nacht gesenkt, wenn die Tiere hungern (Abb. 12). Ob dies auf die erniedrigte Körpertemperatur zurückzuführen ist, soll hier nicht diskutiert werden. Mit dem im Versuch gemessenen, reduzierten Sauerstoffverbrauch wird die Überlebenszeit einer Amsel ohne Futter um ca. 8 Stunden verlängert, was bei katastrophalem Nahrungsmangel im Winter bereits einen großen Selektionsvorteil bieten kann.

Mit der Verbesserung der Gesamtisolation durch besser isolierende Federn und der Fähigkeit zur Hypothermie bei starkem Gewichtsverlust sind die bei der Amsel bekannten Möglichkeiten zur Reduktion des Energieverbrauches genannt. Von anderen Vogelarten sind weitere Mechanismen zur Stoffwechselreduktion im Winter bekannt. Zahlreiche Meisenarten nächtigen im Winter in Baumhöhlen (Löhr, 1955). Schnee- und Birkhuhn graben sich zum Übernachten bei tiefen Umgebungstemperaturen in Schneehöhlen (Pauli, 1971; Zettel, 1969;) und Gartenbaumläufer z.B. schlafen im Winter eng aneinandergeschmiegt (Kluz, 1944). Obwohl exakte Messungen fehlen, ist durch diese Verhaltensweisen eine Energieersparnis offensichtlich. Die Amsel besitzt keine derartigen Verhaltensweisen und ist somit Änderungen der Umweltbedingungen relativ stark ausgesetzt. Unter diesem Gesichtspunkt werden die umfangreichen, winterlichen Fettdepots der Amsel verständlich, die als Energiereserve für erhöhte Wärmeproduktion und Zeiten ohne Futter benötigt werden.

5. Zusammenfassung:

Ein Teil der in Deutschland heimischen Amseln zieht im Winter nach Frankreich und Spanien; der andere Teil überwintert im Brutgebiet. Bei den überwinternden Amseln wurden folgende Anpassungen gefunden:

1. Freilebende Amseln lagern im November durchschnittlich 15 Gramm Fett ab. Im Februar und März werden diese Fettreserven wieder abgebaut. Kleine Amseln haben im Winter relativ mehr Fett als große. Das Fett ist zu 68 % in subkutanen Depots gespeichert.
2. Nur für die Zeit von Mitte Dezember bis Januar läßt sich eine positive Korrelation zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur sichern. Für die Zeit des Auf- und Abbaues der Fettdepots ist bei der Amsel keine negative Korrelation zwischen Körpergewicht und Umgebungstemperatur nachweisbar.
3. Die Fettdepots der Amseln dienen als Energiereserve für Schlechtwetterperioden (tiefe Umgebungstemperaturen). Eine Bedeutung für die Wärmeisolation der Tiere ist nachweisbar.
4. Der stündliche Gewichtsverlust freilebender Amseln ist während Winternächten geringer als während Sommernächten. Dies macht wahrscheinlich, daß der Stoffwechsel der Tiere im Winter niedriger ist als im Sommer.
5. Der Sauerstoffverbrauch von Amseln, die bei konstanter Umgebungstemperatur und einer simulierten, dem Freiland entsprechenden Photoperiode gehalten werden, ist im Winter (kurze Photoperiode) geringer als im Herbst und Frühling (lange Photoperiode).
6. Bei Futterentzug wird in der Nacht der Sauerstoffverbrauch wie auch die Körpertemperatur erniedrigt und damit Energie gespart.

6. Literatur

- Aschoff, J.: Jahresperiodik der Fortpflanzung bei Warmblütern. *Studium Generale* 8, 742-776 (1955)
- Aschoff, J. u. H. Pohl: Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Orn.* 111, 38-47 (1970)
- Astronom. Rechen-Institut in Heidelberg: *Astronomische Grundlagen*
Verlag G. Braun GmbH, Karlsruhe (1966)
- Baldwin, S.P. u. Kendeigh, S. Ch.: Variations in the weight of birds. *The Auk* 55, 416-467 (1938)
- Barnett, L.B.: Seasonal changes in the temperature acclimatization of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 33, 559-578 (1970)
- Bartholomew, G.A., T.R. Howell u. T.J. Cade: Torpidity in the white-throated swift, anna humming bird, and poor-will. *The Condor* 59, 145-155 (1967)
- Bloor, W.R.: Extraktion unpolarer tierischer Lipide. *J. Biol. Chem.* 77, 53 (1928)
- Brooks, W.S.: Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the arctic environment. *Wilson Bull.* 80, 253-280 (1968)
- Coulombe, H.N.: Physiological and physical aspects of temperature regulation in the burrowing owl, *Speotyto cunicularia*. *Comp. Biochem. Physiol.* 35, 307-337 (1970)
- Davies, R.G.: *Computer programming in quantitative biology*.
Academic Press London u. New York (1971)
- Davies, E.A. jr.: Seasonal changes in the energy balance of the English sparrow. *The Auk* 72, 385-411 (1955).

- Helms, C.W. u. R.B. Smythe: Variation in major body components of the tree sparrow (*Spizella arborea*) sampled within the winter range. *Wilson Bull.* 81, 280-292 (1969)
- Hicks, L.E.: Individual and sexual variations in the European starling. *Bird-Banding* 5, 103-118 (1934)
- Irving, L., H. Krog u. M. Monson: The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. *Physiol. Zoöl.* 28, 173-185 (1955)
- Kendeigh, S.C.: Effect of temperature and season on the energy resources of the English sparrow. *Auk* 66, 113-127 (1969)
- King, J.R. u. D.S. Farner: The adaptive role of winter fattening in the white-crowned sparrow with comments on its regulation. *Am. Naturalist* 100, 403-418 (1966)
- Kluz, Z.: Schlafgemeinschaft von Gartenbaumläufern. *Orn. Mber-* 52, 111-112 (1944)
- Lawrence, L. de K.: On regional movements and body weight of black-capped chickadees in winter. *Auk* 75, 415-443 (1958)
- Löhrl, H., Schlafgewohnheiten der Baumläufer (*Certhia brachydactyla*, *C. familiaris*) und anderer Kleinvögel in kalten Winternächten. *Vogelwarte* 18, 71-77 (1955)
- McFarland, D.J. u. E. Baher: Factors affecting feather posture in the barbary dove. *Anim. Behav.* 16, 171-177 (1968)
- Meeh, K.: Oberflächenmessungen des menschlichen Körpers. *Z. Biol.* 15, 425-458 (1879)

Deutscher Wetterdienst Zentralamt: Klimatabellen.

605 Offenbach, Frankfurterstr. 135 (1972)

Dolnik, V.R.: Bioenergetische Anpassungen der Vögel und die Überwinterung in verschiedenen Breiten. Der Falke 14, 305-306, 347-349 (1967)

Evans, P.R.: Winter fat deposition and overnight survival of yellow buntings (*Emberiza citrinella* L.). J. Anim. Ecol. 38, 415-423 (1969)

Farner, D.S., A. Oksche, F.I. Kanemoto, J.R. King u. M.E. Cheyney: A comparison of the effects of long daily photoperiods on the pattern of energy storage in migratory and non-migratory finches. Comp. Biochem. Physiol. 2, 125-142 (1961)

Glutz von Blotzheim, K.: Zur Vorratsanlegung des Tannenhähers. Orn. Beob. 53, 36-40 (1956)

Gwinner, E.: A comparative study of circannual rhythms in Warblers. In: "Biochronometry" (M. Menaker Ed.) National Academy of Sciences, Washington, D.C., 405-427 (1971)

Haftorn, S.: Einundersøkelse over vekt-variasjoner i vinterhalvret hos kjattmeis. Norsk. Zool. Foren. Tidsskr. Fauna 2, 83-91 (1951)

Haftorn, S.: Hypothermia of tits in the Arctic winter. Ornis Scandinavica 3, 153-166 (1972)

Hart, J.S.: Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. Physiol. Zool. 25, 224-236 (1962)

Helms, C.W. and W.H. Drury: Winter and migratory weight and fat field studies on some North-American buntings. Bird Banding XXXI, 1-41 (1960)

- Miles, P.: Premenlivost telesne vaby Zvonka zeleneho (*Chloris chloris* L.) v prubehu roku. *Opera corcontica* 5, 201-211 (1968)
- Miles, P.: Die Schwankungen des Körpergewichtes der Amsel, *Turdus merula* L. *Vestn. Cs. spol. zool.* 27, No. 4, 287-294 (1965)
- Montagna, W.: Weights and plumages of the horned larks of central New York. *Auk* 60, 210-215 (1943)
- Newton, I.: Winter fattening in the bullfinch. *Physiol. Zoöl.* 42, 96-107 (1969)
- Newton, I.: Fluctuations in the weights of bullfinches. *British Birds* 59, 89-100 (1966)
- Nice, M.M.: Studies in the life history of the song sparrow. I. *Transaction of the Linnaean Soc. of New York* 4. (1937)
- Odum, E.P.: Weight variations in wintering white throated sparrows in relation to temperature and migration. *Wilson Bull.* 61, 3-16 (1949)
- Owen, D.F.: The winter weights of titmice. *Ibis* 96, 299-309 (1954)
- Pauli, H.R.: Beitrag zur Winteraktivität und Ernährungsökologie des Birkhuhns in den Alpen. *Gymnasiallehrerarbeit am Zool. Inst. Univ. Bern* (1971)
- Partin, J.L.: A years study of house finch weights. *Condor* 35, 60-68 (1933)
- Peiponen, V.A.: On hypothermia and torpidity in the nightjar (*Caprimulgus europaeus* L.) *Annales Academiæ Scientiarum Fennica* 87, 3-15 (1965)

- Pengelly, E.T. u. K.C. Fisher: The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-manteled ground squirrels (*Citellus lutealis tescorum*). Can. J. Zool. 41, 1103-1120 (1963)
- Pfeiffer, K.: Ergebnis einer Amselfangaktion im Winter. Orn. Ber. für Berlin (West) 15, 24 (1971)
- Roseberry, J.L. u. W.D. Klimstra: Annual weight cycles in male and female bobwhite quail. Auk 88, 116-123 (1971)
- Scholander, P.F., R. Hock, V. Walters u. L. Irving: Adaption to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. Biological Bull. 99, 259-271 (1950)
- Seibert, H.C.: Differences between migrant and non-migrant birds in food and water intake at various temperatures and photoperiods. Auk 66, 128-153 (1949).
- Steen, J.: Climatic adaptations in some small northern birds. Ecology 39, 625-629 (1958)
- Steen, J. u. J.B. Steen: The importance of the legs in the thermoregulation of birds. Acta physiol. scand. 63, 285-291 (1965)
- Ullrich, B.: Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland. Vogelwarte 26, 1-77 (1971)
- Van Balen, J.H.: The significance of variations in body weight and winglength in the great tit, *Parus mayor*. Ardea 55, 1-59 (1967)

- Wallgren, H.: Energy metabolism of two species of the genus *Emberzia* as correlated with distribution and migration. *Acta Zool. Fenn.* 84, 1-100 (1954)
- West, G.C.: Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 42, 867-876 (1972)
- West, G.C.: The effect of acclimation and acclimatization on the resting metabolic rate of the common redpoll. *Comp. Biochem. Physiol.* 43, 293-310 (1972)
- West, G.C. u. M. S. Meng: Seasonal changes in body weight and fat and the relation of fatty acid composition to diet in the willow ptarmigan. *Wilson Bull.* 80, 426-411 (1968)
- Zettel, J.: Nahrungsökologische Untersuchungen an Birkhühnern in den Schweizer Alpen. In Vorbereitung. *Vorl. Mitt. in Rev. Suisse Zool.* 79, 1170-1176 (1969)

Lebenslauf

Am 20.5.1947 wurde ich als dritter Sohn meines Vaters Erwin Biebach und meiner Mutter Balbine Biebach, geb. Jäger, in Memmingen geboren.

Von Memmingen zogen wir zunächst nach Backnang/Württ. und dann nach München, wo ich bis zur 5.Klasse die Botschetsrieder Volksschule besuchte.

Im Jahre 1959 trat ich in die Ludwigs-Oberrealschule (heute Erasmus-Grasser Gymnasium) über. Nach dem bestandenen Abitur vom 23.7.1968 begann ich im Winter-Semester 1968/69 an der Universität in München mit dem Studium der Biologie und Chemie und konnte im Frühjahr 1971 am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Erling-Andechs mit meiner Dissertationsarbeit anfangen.

